# Ergebnisse meiner neuesten Untersuchungen über die Polymorphie der Pflanzen.

Von

#### Franz Krašan

Graz.

Bekanntlich gebrauchen wir das Wort Polymorphie in drei verschiedenen Fällen: wir nennen nämlich eine Gattung polymorph, wenn sie viele Arten umfasst, und besonders wenn diese sehr gestaltenreich und schwach begrenzt sind; eine Art nennen wir polymorph, wenn wir ihr eine Unzahl engverwandter, daher schwer definierbarer Formen subsumieren, und gebrauchen denselben Ausdruck für ein Pflanzenindividuum, wenn wir finden, dass es unter verschiedenen Vorkommensverhältnissen einer verschiedenen Gestaltung fähig ist. Also derselbe Ausdruck für eine Gattung, für eine Art und für ein Individuum.

Da solche Bezeichnungen aus einer sehr oberflächlichen Anschauung hervorgehen, zudem auch die Beibehaltung der systematischen Einheit Art auf einer durch die neuere Abstammungslehre ganz veränderten Grundlage nahe daran ist, eine völlige Begriffsverwirrung herbeizuführen, so darf man sich nicht wundern, wenn dieselben mancherlei Widersprüche und Ungereimtheiten enthalten oder veranlassen, weshalb sie höchstens geeignet sind, unsere völlige Unkenntnis der Sache zu verhüllen; denn jeder folgerichtig Denkende muss gestehen, dass eine polymorphe Art mit schwankender oder willkürlicher Begrenzung eigentlich keine Art ist, und dass wir unter diesem Worte etwas verbergen, wofür wir uns keinen Begriff machen, oder worüber wir uns nicht einigen können. Es ist besser das einzugestehen, als solchen Artconstructionen in herkömmlicher Weise einen systematischen Wert beizulegen, den sie nie und nimmer haben können.

Leider ist eine Abhülfe nicht so bald möglich, lange noch wird die Ratlosigkeit weiter bestehen. Für den Augenblick kann man der Verlegenheit dadurch entgehen, dass man solche cumulative »Arten« nur provisorisch als Arten bezeichnet, in Ermangelung eines klareren Begriffes und eines passenderen Ausdruckes.

Das gilt selbstverständlich für den Fall, dass die Ableitung der einen Form von der anderen thatsächlich gelungen ist. Wenn aber in Wirklichkeit der genetische Zusammenhang derselben nicht erwiesen ist — der Grad der Formähnlichkeit kann wohl zu Vermutungen, nicht aber zu sicheren Schlüssen berechtigen —, so dürfte es am passendsten sein, jede einzelne Form specifisch zu bezeichnen, als ob sie eine erwiesene Art wäre. Ein gesunder Jordanismus steht auf dem richtigen Standpunkte, dass es unwissenschaftlich ist, von einer Pflanze mehr zu behaupten, als man beweisen kann. Er beschreibt daher die Pflanze einfach, über deren phylogenetische Beziehungen er keine klaren Auskünfte erteilen kann. Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, warum auch die Ergebnisse dieser Richtung nur als provisorische aufzufassen sind 1).

Nur möge man sich nicht einreden, als ob damit im Interesse der erwünschten Vereinfachung der Pflanzennamen etwas gewonnen wäre; denn bei einer so weit gehenden Zersplitterung älterer Formgruppen, die zu Koch's und Neilreich's Zeiten bei uns als wohl bekannte und anerkannte Arten gegolten haben (man denke z. B. an Mentha sativa, Gentiana germanica, Potentilla verna, Rosa rubiginosa u. a.), resultiert eine fast unfassbare Zahl von untergeordneten Einzelformen, die zumeist nur denjenigen bekannt sind, welche sich monographisch mit den Arten der betreffenden Gattungen befassen; für die übrigen Phytographen wird ein Jordanischer Name so viel sein wie ein unverständliches Ding. Ich möchte fragen, wie viele europäische Floristen sich z. B. eine Idee von der Mentha resinosa Opiz bilden können, wenn sie diesen Namen hören oder lesen. Würde es nicht nötig sein, um sich besser zu verständigen, dem Namen auch noch »aus der Gruppe der M. rubra Smith« hinzuzufügen? 2).

<sup>4)</sup> v. Wettstein: Die geogr. und system. Anordnung der Pflanzenarten. Verh. d. Ges. Deutsch. Naturforscher und Ärzte. Nürnberg 4893. S. 2—3.

<sup>2)</sup> Dies gilt vom Verständnis vereinzelt erwähnter Jordan'scher Pflanzennamen. Allein eine consequente Befolgung des Jordan'schen Princips muss bei systematischer Behandlung und Gliederung größerer Gruppen oder bei einer floristischen Aufnahme der Vegetation eines Landes auch andere Schwierigkeiten im Gefolge haben, Schwierigkeiten, die auf der Thatsache beruhen, dass die Formen polymorpher Gattungen und Arten nicht alle gleichwertig sind. Schon das Bedürfnis nach Übersichtlichkeit verlangt, dass man die Formen von gleicher Wertigkeit zusammenfasse. Thut man aber das, so schafft man damit neue systematische Einheiten: diese wollen benannt sein, einerlei wie, aber man muss ihnen einen Ausdruck geben. So gelangt man, auch wenn für die untersten systematischen Stufen einfach specifische Namen angewendet werden, selbst bei einzelnen Gattungen oft zu einem ganz respectablen System, in dem es an Über- und Unterordnungen der verschiedensten Grade nicht im mindesten fehlt. Aber bei alledem sind solche Übelstände von keiner principiellen Bedeutung, die Schwierigkeit ist eine formelle; denn der Grundsatz, dem beim Untersuchen der Pflanzenformen zum Behufe einer Herstellung des genetischen Zusammenhanges entsprochen werden soll, lautet immer auf eine möglichst genaue und ins einzelne gehende Unterscheidung.

Andererseits darf man nicht aus dem Auge verlieren, dass nachdem der Artbegriff ins Schwanken geraten ist und infolge des zunehmenden Interesses für phylogenetische Probleme die ehemals so hitzigen Discussionen über »Art oder Nichtart« einer mehr nüchternen Anschauung Platz gemacht haben, die Namenfrage etwas Nebensächliches geworden ist, von reeller Wichtigkeit nur insofern, als es sich um Deutlichkeit und Vermeidung von Missverständnissen handelt.

Diese Überzeugung werden sicher alle diejenigen teilen, welche die Unmöglichkeit einsehen, mit Hülfe des bisherigen wissenschaftlichen Materials so schwierige Fragen zu lösen wie Art oder Nichtart, die, wenn sie in vollem Ernste genommen werden, ja die ganze historische Entwickelung des Pflanzenreiches aufrollen. Und würde auch die ganze Entstehungsgeschichte der heute existierenden Pflanzenformen klar vor uns liegen, wie würde man die Grenzen der einzelnen Arten bestimmen, da es im Werden keinen Halt giebt vom Anfange an bis zum definitiven Zustande, indem gewiss viele Arten (wenn wir diesen Ausdruck gebrauchen sollen) noch im Werden begriffen sind, in den verschiedenen Graden der Ausgestaltung?

Einem naiven Verstande könnte es einfallen: man nenne wirkliche Arten diejenigen Formen, von denen man annehmen kann, dass sie eine definitive Gestaltung schon erlangt haben, die anderen nenne man werdende Arten, oder Varietäten, oder ähnlich. Wer nicht durch eine ältere einseitige Auffassung der Sache bereits voreingenommen ist, wird in der That dieses einfache Auskunftsmittel nicht von der Hand weisen; denn auf dieser Grundlage lassen sich, wie wir im Folgenden sehen werden, leichter diejenigen Kriterien ausfindig machen, welche über das eigentliche Wesen der Pflanzenformen Aufschlüsse gewähren.

Zunächst dürfte anerkannt werden, dass nach der glücklichen Bewältigung der riesigen Aufgabe, die Formen des Pflanzenreichs nach den Graden ihrer morphologischen Verwandtschaft und nach dem Maße des gegenwärtigen botanischen Wissens in ein System zu bringen, die Aufsuchung des phylogenetischen Bandes, das die niedersten Einheiten des Systems mit einander verbindet, als nächste wohl noch schwierigere Aufgabe an die Forscher herantritt, eine Aufgabe, zu deren Lösung ohne Zweifel das Zusammenwirken aller Zweige der Botanik, vor allem eine sehr ins einzelne gehende Formenkenntnis derjenigen Gattungen und Arten, welche den Gegenstand der speciellen Bearbeitung bilden, erforderlich ist.

Als leitender Grundsatz wird die wohl berechtigte Voraussetzung angenommen, dass sich jede Pflanzenform nur in der engsten Abhängigkeit von Boden und Klima ausgebildet haben könne, weshalb ihr gesamter Habitus ein Ausdruck aller jener Einflüsse, die bei der Ausgestaltung mitgewirkt haben, sein muss; dass somit zwischen der Pflanzenform auf der einen Seite und dem Boden und Klima andererseits ein Verhältnis der Correlation besteht. Widrigenfalles wäre die Einrichtung derselben un-

zweckmäßig, ihr Bestand daher auf die Dauer unmöglich. Daneben sind freilich noch immer einzelne, und selbst sehr wichtige Eigenschaften möglich, die weder mit der gegenwärtigen, noch mit der längst vergangenen Beschaffenheit des Bodens und Klimas in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Dahin gehört vor allem der Bauplan der Pflanze, die Blattstellung, die Symmetrie ihrer Organe, von untergeordneten Eigenschaften z. B. der Albinismus, dessen Zweck so wenig ersichtlich ist wie die Einflüsse, die ihn hervorrufen.

Da aber in zahllosen Fällen der specifische Charakter einer Pflanze durch den Habitus, die Art und Weise der Innovation, die Beschaffenheit der Blätter und vegetativen Organe überhaupt bestimmt ist, somit auf Eigenschaften der Pflanze beruht, welche erfahrungsgemäß vom Boden und Klima abhängig sind, so wird es selten vorkommen, dass nach vorausgegangener reiflicher Überlegung auf den wohl vorbereiteten Beobachtungsfall der Grundsatz der Correlation nicht angewendet werden könnte; denn selbstverständlich können zunächst nur die sogen. polymorphen Formen geeignete Ausgangspunkte für phylogenetische Untersuchungen bilden. Diese aber müssten von zwei Gesichtspunkten ausgehen, nach der zweifachen Natur derjenigen Einflüsse, die auf die Pflanzenform einwirken, oder mutmaßlich auf dieselbe einzuwirken scheinen. Die eine Gruppe von physikalischen Einflüssen ist die geographische; ihr entspricht die Abhängigkeit der Pflanzenform vom Klima, insoweit dieses in der geographischen Lage des Standortes seinen nächsten Grund und einen wenigstens äußerlichen Ausdruck findet. In dieser Richtung liegen leider noch keine auf empirischer Grundlage ausgeführte Untersuchungen vor. Man möge mich nicht missverstehen, ich meine Untersuchungen, welche auf der Übertragung der als variabel erkannten Pflanzen von einem klimatischen Gebiete ins andere (und umgekehrt) beruhen 1). Auf diese Art ließen sich gewiss manche wertvolle, die Formentwickelung der Pflanzen aufklärende Thatsachen gewinnen, denn die Einflüsse des Bodens sind mit den Wirkungen des Klimas aufs engste verknüpft. Die bisherigen aus den gegenseitigen Anbauversuchen im Freien hervorgehenden Erfahrungen würden daher unzweifelhaft einen merklich größeren Wert erlangen, stünden sie in einem klar ausgesprochenen Verhältnisse zu den geographisch-klimatischen Eigentümlichkeiten der Standorte und Versuchsplätze. Durch die bekannte Thatsache, dass sich die aus fremden Klimaten bei uns eingeschleppten Arten (Galinsoga, Impatiens parviflora, manche Gräser u. a.) in auffallender Weise constant verhalten, darf man sich nicht beirren lassen. Wie es notorisch Pflanzen giebt, welche sich dem Boden gegenüber als variabel erweisen, so dürften sich sehr wahrscheinlich auch Arten finden,

<sup>4)</sup> Was die seinerzeit von Kerner in den alpinen Höhen des Gschnitzthals in Tirol unternommenen Anpflanzungen anbelangt, so handelte es sich dabei um den Einfluss, welchen die Höhenlage auf die Gestaltung der Pflanze ausübt.

die gegen eine Veränderung des Bodens, nicht aber gegen den Wechsel des Klimas indifferent sind.

Die andere Gruppe umfasst die Agentien des Bodens in seiner weitesten Bedeutung, nebst deren Correlation mit der Form der Pflanze. Es ist dies derjenige Teil der phylogenetischen Untersuchungen, der am leichtesten eine Controle durch entsprechende Culturversuche gestattet. Doch müssen umfassende Studien über die Lebensbedingungen der betreffenden Pflanzen an Ort und Stelle und die Art ihrer Verbreitung im Freien vorausgehen, sollen die Versuche zu positiven Resultaten führen und nicht durch öfteres Fehlschlagen den Versuchsteller irre führen oder entmutigen.

Unter den Formerscheinungen, die wir als Polymorphie im Pflanzenreiche zu bezeichnen pflegen, sind aber sehr deutlich zwei Klassen von thatsächlichen Beobachtungsfällen wohl zu unterscheiden. Um in ganz bestimmter Weise anzudeuten, worauf es hier ankommt, möchte ich sofort beispielsweise auf *Hieraeium* und auf *Knautia* hinweisen.

Nehmen wir eine der häufigsten und bekanntesten Formen aus der Gruppe des H. murorum L. und verpflanzen wir sie aus dem Walde auf einen sonnig gelegenen Kalk- oder Dolomitfels, so wird (wie ich mich durch Versuchsculturen überzeugt habe) die Pflanze leicht greifen, sich gut bestocken und nicht minder kräftig gedeihen als im Walde. Ebenso gut wird sie sich aus Samen auf diesem ungewöhnlichen Boden ziehen lassen. Anpassung an solche Bodenverhältnisse vollzieht sich leicht, ohne dass die Pflanze eine gefährliche Krise zu bestehen hätte, d. h. man wird, von einer unvollständigen, durch zu große Trockenheit erschwerten Keimung der Samen abgesehen, nicht finden, dass dieselbe dem Siechtum verfällt und nur ausnahmsweise wie durch einen günstigen Zufall am Leben bleibt. Aber die Artcharaktere bleiben Jahre hindurch unverändert, bis auf eine geringe Abnahme der Drüsenhaare und eine schwache Zunahme der Sternhaare am Hüllkelch und an den Köpfchenstielen. Wie lange sich dieser conservative Zustand bei der versetzten Pflanze erhält, wissen wir nicht, sind aber berechtigt anzunehmen, dass die Bodenverhältnisse auf viele Jahre den Artcharakter des H. murorum nicht zu ändern vermögen, weil drüsenloses H. subcaesium auf Kieselboden und drüsenreiches H. vulgatum auf Dolomitboden bei Graz öfters beobachtet wird 1).

Ähnliche Wahrnehmungen machte seinerzeit Nägell bei diesen und anderen Hieracien, Focke bei Rubus, andere Beobachter und Züchter bei Rosen. Die mit diesen und vielen anderen Pflanzen gemachten Erfahrungen sind so zahlreich und so übereinstimmend, dass sie allgemein zu der Ansicht geführt haben, den Bodenverhältnissen sei die Fähigkeit, den Artcharakter

<sup>4)</sup> Auf der Ries z. B. wächst *H. subcaesium* Fries, das an den Köpfchenstielen reichlich sternfilzig ist, und an der Nordseite des Schlossberges *H. vulgatum*.

einer Pflanze durch unmittelbare Bewirkung zu verändern, ausnahmslos abzusprechen, nur als Vermittler komme dieser Factor in Betracht. Mit voller Bestimmtheit sagt Nägeli 1): »Alle uns aus Erfahrung bekannten bedeutenden Veränderungen, welche die äußeren (klimatischen und Ernährungs-) Einflüsse auf die Organismen ausüben, treten sogleich in ihrer ganzen Stärke auf; sie dauern ferner nur so lange, als die Einwirkung währt, und gehen schließlich ganz verloren, indem sie nichts Bleibendes hinterlassen; dies ist selbst dann der Fall, wenn die äußeren Einflüsse seit der Eiszeit ununterbrochen in gleichem Sinne thätig waren. Von irgend einer erblichen Eigenschaft oder irgend einer Sippe (Rasse, Varietät, Species), welche den Ernährungsursachen ihr Entstehen verdankten, wissen wir nichts.« Doch fügt er hinzu: »damit möchte ich indes nur die landläufigen unmotivierten Meinungen, betreffend die unmittelbare und ersichtliche Wirkung von Nahrung und Klima, zurückweisen. Die Behauptung liegt mir ferne, dass die äußeren Ursachen für die Veränderung gleichgültig seien und dass sie nicht in irgend einer Weise dabei eine Rolle übernehmen.«

Wie sehr Nägeli mit dieser einschränkenden Bemerkung recht hatte, wird sich bald zeigen, denn die zweite Klasse der Beobachtungsfälle hat zu Resultaten geführt, welche hinsichtlich der Schlussfolgerungen in Sachen der Variabilität zur größten Vorsicht mahnen, indem sie gleichzeitig auf die Notwendigkeit hinweisen, auf dem empirischen Wege nach neuen Thatsachen zu fahnden und der Hypothese nur so viel Spielraum zu lassen, als unumgänglich notwendig ist, um die nächsten durch das Experiment zu beantwortenden Fragen in bestimmter Weise formulieren zu können.

Zur zweiten Klasse der Beobachtungsfälle gehören nach meinen bisherigen Erfahrungen zunächst Festuca sulcata und Knautia arvensis, mit deren Verhalten zu den Einflüssen des Bodens ich mich seit längerer Zeit befasse. Eine eigentümliche Stellung nimmt in dieser Hinsicht Potentilla viridis (P. verna der älteren deutschen Phytographen) ein. Die Einzelheiten samt einer ausführlichen Darlegung der Methode F. sulcata betreffend, sind in der Österr. botan. Zeitschrift 1888 (Reciproke Culturversuche)<sup>2</sup>), betreffs des Vorganges bei K. arvensis in den »Mitteilungen« des Naturwiss. Vereins für Steiermark, Jahrg. 1898 (Untersuchungen über die Variabilität der steirischen Formen der K. silvatica-arvensis), über Potentilla in diesen Jahrbüchern XXVII. Bd. Jahrg. 1899 (Untersuchungen über die Variabilität der Potentillen aus der Verna-Gruppe) enthalten.

<sup>1)</sup> Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre S. 107.

<sup>2)</sup> Auch im IX. Bde. dieser Jahrbücher 4888 sind Angaben über die ersten Schritte dieser Untersuchungen (Über continuierliche und sprungweise Variation S. 384-383) enthalten.

#### Ia. Festuca sulcata. Versuchsfeld der Grazer Schlossberg. Dolomit.

Der Übersichtlichkeit wegen mögen hier zunächst die erzielten Resultate in bündigster Kürze folgen. Genauere Daten in der oben citierten Arbeit.

- 4. Ein Rasen der echten *F. sulcata* Hackel kann auf die Form der *F. glauca* Lam. var. *pallens* Hackel gebracht werden, und zwar in einzelnen Fällen schon in 3 bis 8 Jahren, in anderen Fällen nach 44 bis 44 Jahren.
- 2. Dies wird erzielt, wenn man den Rasen, nachdem man die Erde abgeschüttelt hat, in eine Felsspalte auf Dolomit einklemmt, so dass die Wurzeln den Fels unmittelbar berühren. Durch Versetzen des Rasens samt Ballen oder mit anhaftender Erde gelang es mir noch nicht, eine Überführung der *F. sulcata* in *F. glauca* zu erzielen, obschon die Rasen, mit Ballen versetzt, viel leichter greifen und weiter wachsen.
- 3. Wird der Versuchsrasen dem Dolomitboden (ein Gemenge von Humus und Dolomitsand) entnommen, so geht die Verwandlung der in die nahe gelegenen Felsspalten versetzten Pflanze viel schneller vor sich, als wenn man den Versuchsrasen vom Kieselboden nimmt, in dessen Bereiche die F. glauca fehlt. Im ersten Falle nehmen die Blätter schon in 3 Jahren die duriuseula-Form an, im zweiten Falle geschieht das erst in 40 bis 43 Jahren.
- 4. Die Metamorphose beginnt stets an den Blättern, die Blütenrispe folgt langsamer nach. Mehrere Jahre behalten einzelne Sprosse die ursprüngliche Form und blühen, während andere Sprosse an den Blättern die Glauca-Form angenommen haben. Es sind also zunächst einzelne Knospen, in denen die Variation beginnt, andere verharren im ursprünglichen Zustande partielle Variation oder Knospenvariation. Nach einigen Jahren bleiben die Sprosse von der ursprünglichen Form aus, alle bringen von da an nur Glauca-Blätter hervor mit den entsprechenden Glauca-Rispen.
- 5. Als ich von einem auf die Duriuscula-Form gebrachten Rasen  $^{1}$ ) reife Samen erzielte und dieselben in Felsritzen auf einem Dolomitfels eingesetzt hatte, keimten dieselben bald darauf reichlich, aber nur einige gaben im Laufe der folgenden  $^{4}$  bis  $^{6}$  Jahre  $^{F}$ . glauca, andere führten zu einem Rückschlag, denn ich erhielt aus ihnen  $^{F}$ . suleata, die aber bald einging.

Diese Untersuchungen und Experimente haben im Jahre 1884 begonnen und werden seitdem ohne Unterbrechung fortgesetzt. Hierbei sind zwei schwere Hindernisse zu überwinden. Vor allem ist die eigenartige Cultur der Versuchspflanze auf 'dem Dolomitfels mit einer nicht unbedeutenden Schwierigkeit verbunden, die darin besteht, dass der von seiner ursprünglichen Erde entblößte Rasen in einer Felsklemme ohne Zusatz von Erde

<sup>1)</sup> Dieser Rasen war ganz isoliert, weshalb nicht leicht an eine Hybridität bei der Erzeugung der benutzten Samen gedacht werden kann.

wachsen soll, auf dem dürren Fels! Kein Wunder, wenn viele Anpflanzungsversuche misslangen; ich war froh, wenn mir von 10 verpflanzten Rasen hie und da 1 am Leben blieb. Herbst und Frühjahr erwiesen sich für das Gelingen am günstigsten; es wurde möglichst zur Zeit anhaltenden Regens gesetzt, um eine rasche Neubildung von Wurzeln zu ermöglichen, das übrige wurde dem Walten der Natur überlassen.

Eine zweite Schwierigkeit ergiebt sich aus der Beschaffenheit des Standortes, indem die Culturen in der Nähe der F. glauca vorgenommen werden müssen, weil hier am ehesten die Möglichkeit einer Überführung der Versuchsform in F. glauca vorauszusehen war. Die Versuchsobjecte haben daher die F. glauca, die am Grazer Schlossberge in Menge vorkommt, in teils mittelbarer, teils unmittelbarer Nachbarschaft. Weil die Gramineen überhaupt windblütig sind, so ist selbst in jenen Fällen, wo auf eine Isolierung Bedacht genommen wird, eine kreuzweise Bestäubung nicht ganz ausgeschlossen, weshalb nur das Verhalten eines und desselben Rasens zu einwandfreien Resultaten führen kann. Ich trachtete immer die Rasen dorthin zu setzen, wo keine Mittelform beider Festuken in der Nähe war, um ja sicher eine spätere Verwechslung zu vermeiden. Dieselbe Vorsicht beobachtete ich bei den Samenculturen. Wenn ferner beim Eintritt der partiellen Variation einzelne Sprosse noch die Sulcata-Form trugen, während andere die Blätter der Glauca-Form hatten, so unterließ ich es nicht, mich zu überzeugen, dass die Sprosse sämtlich zusammenhingen und einem und demselben Rasen angehörten. Man wird begreiflich finden, dass in solchen Fällen peinliche Vorsicht geboten ist.

## Ib. Festuca glauca. Versuchsfeld Umgebung von Graz. Kieselboden.

Indem das durch die Culturen von F. sulcata gewonnene Resultat auf einen genetischen Zusammenhang zwischen den beiden Festuken hinwies, erschien mir a priori die Möglichkeit einer Überführung der F. glauca in F. sulcata als etwas Selbstverständliches. Trotzdem hielt ich das Experiment nicht für überflüssig, weil wichtige Aufschlüsse über das Verhalten der F. glauca auf dem ihr fremden Kieselboden zu gewärtigen waren. Zu Versuchsobjecten benützte ich Rasen dieser Pflanze vom Schlossberge, wobei jedesmal die an den Wurzeln haftende Erde entfernt wurde. Ich setzte im Herbst und Frühjahr, niemals ohne Erfolg, denn der Kieselboden enthält bei Graz zu jeder Zeit mindestens so viel Feuchtigkeit, als eine F. glauca oder eine F. sulcata verlangt, meist noch viel mehr. Es ist übrigens nicht schwer, einen Boden zu finden, auf dem die letztere kräftig gedeiht, ist sie ja eine der genügsamsten und verbreitetsten Pflanzen.

Es wurde dreierlei Kieselboden ins Auge gefasst: 4. ein Gemenge von Quarzgerölle, Quarzsand, Thon und Eisenhydroxyd, 2. der Semriacher Schiefer, ein kalkhaltiges Umwandlungsproduct des Hornblendegesteins,

3. der Alluvialboden der Mur-Auen, meist aus feinem Quarzsand bestehend. In allen Fällen war der zu den Versuchen gewählte Boden mit *F. sulcata* bewachsen, allein ich variierte die Experimente derart, dass ein und das andere Mal die Versuchspflanze nicht in die unmittelbare Nähe der concurrierenden *F. sulcata* zu stehen kam.

Das Resultat dieser Versuche entsprach meinen anfänglichen Erwartungen nicht. Die Rasen hielten sich zwar 2 bis 4 Jahre und blühten im Beginn des Sommers, aber sie wurden jedes Jahr schwächer (die Zahl der Blätter wurde immer spärlicher), bis sie ganz ausstarben. Dabei war keine Änderung der Artcharaktere zu bemerken, während doch *F. sulcata* schon nach 4 oder 2 Jahren auf Dolomit merklich zu variieren beginnt, wenn sie mit Beachtung der oben hervorgehobenen Umstände gesetzt wurde.

Ebenso wenig erzielte ich dauernde Pflanzen aus Samen der F. glauca, die ich auf Kieselboden an mehreren Stellen in der Umgebung von Graz gesäet habe, die Saaten haben es nicht einmal zur ersten Blüte gebracht.

#### II. Knautia-Formen. Versuchsfeld Umgebung von Graz.

Da die Versuche mit F. sulcata auf felsigem Dolomitboden ein positives Resultat zur Folge gehabt haben, wodurch der anfangs nur vermutete Nexus zwischen F. glauca und F. sulcata thatsächlich erwiesen ist, so dürfte dies nicht der einzige Fall sein; denn sehr oft werden zwischen sehr nahe verwandten Pflanzenformen Übergangsstufen beobachtet, denen man wegen der auffallenden Häufigkeit nicht leicht einen hybriden Ursprung zuschreiben möchte. Doch einen sicheren Halt gewähren solche oberflächliche Beobachtungen nicht. In dem einen Falle ist kaum eine entfernte Möglichkeit anzunehmen, dass man es mit Bastardbildungen zu thun hat, in einem anderen mögen solche wirklich vorkommen, allein wer bürgt dafür, dass alle beobachteten Mittelformen in der That Hybriden sind? Wenigstens die Möglichkeit für einen umgestaltenden Einfluss des Substrats und des Standortes überhaupt wird von niemandem bestritten werden können.

Wenn aber die fraglichen Formen Jahre lang im botanischen Garten ihre specifischen Charaktere unverändert beibehalten, was soll man dann von den im Freien vorkommenden Mittelformen denken?

Seit mehreren Jahren werden Knautia arvensis und K. pannonica Wettst. im Botanischen Garten zu Graz cultiviert, ich beobachte deren Verhalten schon längere Zeit, allein es zeigt sich bei der ersteren nur die Neigung, in die Form der Var. diversifolia überzugehen, während bei letzterer keine Tendenz zu einer Abänderung bemerkbar ist 1). Auch F. glauca und F. sulcata variieren im botanischen Garten zu Graz nicht, dieser Befund

<sup>1)</sup> Dieselbe Erfahrung machte Prof. v. Wettstein mit *K. arvensis*, die er im Botanischen Garten zu Wien angebaut hat (nach einer Bemerkung in der Österr. botan. Zeitschrift 1899 S. 231).

stimmt aber ganz und gar nicht zu dem Verhalten dieser Pflanzen auf dem Grazer Schlossberge, bei St. Gotthard und anderwärts in Steiermark. Schon vor 15 Jahren hat mich dieser Umstand bewogen, der Sache gründlicher nachzugehen und vor allem keine Mühe zu scheuen, um durch entsprechende Experimente nachzuweisen, ob der Contact der Wurzeln mit dem nackten Dolomit auf *F. sulcata* einen derartigen Einfluss ausübt, dass diese in der Richtung der *F. glauca*, ihrer Nachbarin auf dem Schlossberge, variiert. Der Versuch hat, wie schon oben berichtet wurde, in der Folge meine Vermutung vollkommen bestätigt. Und ich möchte darum jedem Freunde der Naturforschung, der sich um solche Fragen interessiert, aufs wärmste empfehlen, diesen Versuch, sobald sich eine Gelegenheit hiezu bietet, zu wiederholen. Die Überzeugung, die man sich auf diese Art selber holt, ist die beste.

Was ich aber hinsichtlich der *F. glauca* und *F. sulcata* gefunden und gesagt habe, das gilt (ich kann es nun mit Bestimmtheit behaupten) auch von der Beharrlichkeit der *K. arvensis* in botanischen Gärten, in den Gärten überhaupt, sobald darin nicht jene Bedingungen bestehen, welche dem Vorkommen und Gedeihen der Knautien im Freien entsprechen. Und darum halte ich den Garten nicht für ein ausreichendes Versuchsfeld, wenn es sich um die Erledigung phylogenetischer Fragen handelt. Ich behaupte nicht, dass die Cultur und Beobachtung der fraglichen Formen in Gärten überflüssig sei, ich sage nur, dass sie durch reciproke Anbauversuche im Freien, an Ort und Stelle wo dieselben spontan vorkommen, ergänzt und erweitert werden sollen; denn ich kann mich diesbezüglich auf sichere Resultate berufen.

Und warum variiert F. sulcata bzw. K. arvensis nicht im Garten? »Die Variationserscheinungen«, schrieb ich vor 44 Jahren¹), »gehören, ihrer inneren Ursache nach, in eminenter Weise in das Gebiet der Physiologie (wir sagen jetzt Biologie). Wir müssen auf eine Erklärung derselben durch Zurückführen auf die dem Physiker geläufigen Maße der Zahl, Zeit, des Raumes und Gewichtes verzichten. Diese Kriterien sind nur auf die Bestimmung der Umstände, unter denen die Erscheinung auftritt, anwendbar. Wollen wir uns besser darüber verständigen, so müssen wir auf uns selbst, als fühlende und handelnde Wesen, Bezug nehmen. Hiezu ein Beispiel aus der in Rede stehenden Beobachtungssphäre. Versetze ich einen Rasen von echter F. sulcata auf einen Dolomitfels, gebe aber der Pflanze reichlichen Humus, noch besser ein Gemenge von Kalksand und Humus, so wird sie ihre Wurzeln nur so weit entwickeln und ausbreiten, als dieses nahrhafte Substrat reicht; in den Felsen werden diese beileibe nicht eindringen, auch wenn eine tief reichende Spalte oder Kluft darunter ist; auch wird die Pflanze Jahre und Jahre keine Neigung zum Abändern zeigen, sie bleibt

<sup>1)</sup> Österr. botan. Zeitschr. 1888 S. 232-237.

eine normale *F. suleata.* Dieser conservative Charakterzug der Pflanze unter den angeführten Umständen ist nur vom menschlichen Standpunkte aus einigermaßen verständlich. Der Pflanze geht es zu gut, wie einem Menschen, der ohne Mühe alles bei der Hand hat, was er braucht oder begehrt. Es ist kein Anlass da, weshalb eigene Kräfte im Organismus wachgerufen werden könnten. Die folgenreichsten Fortschritte einzelner Industrien, wie auch ganzer Völker, und die nachhaltigsten Veränderungen sowohl der gesellschaftlichen Einrichtungen als auch der körperlichen und geistigen Eigenschaften der Einzelnen sind stets an die größten Krisen im Völkerleben geknüpft. Es muss sich um "Sein oder Nichtsein" handeln, wenn etwas Einschneidendes geschehen soll. Aus der Not macht man dann eine Tugend. Eigenschaften kommen da zu Ehren, die sonst gar keinen Wert gehabt, und Kräfte werden wach, die sonst für immer geschlummert hätten.«

»Versetzt man eine *F. sulcata* aus dem fruchtbaren Boden auf den nackten Kalk- oder Dolomitfels, so ist das für die Pflanze eine gewaltige Krise; es ist ein Glück für sie, dass sie gegen den Kalk und Dolomit keinen Widerwillen hegt; aus der Not macht sie eine Tugend, indem sie mit ihren Wurzeln tastend nach einer Spalte sucht, um sich dadurch einen dürftigen Unterhalt zu verschaffen. Findet sie eine passende, tief genug gehende Ritze, bevor die dörrende Trocknis ihrem Leben ein Ende gemacht hat, so ist sie gerettet, denn ihre Natur ist schmiegsam. Die weitere Anpassung an den Fels kostet ihr zwar immer noch einen Kampf, aber sie besteht ihn siegreich.«

»Man denke sich nun den entgegengesetzten Fall: die Pflanze wurzelt in einer 5—8 cm mächtigen Schicht von fruchtbarem Erdreiche, mit einer Fülle von Humus und sonstigen nahrhaften Ingredienzien; darunter befindet sich compacter Fels von Kalk oder Dolomit. Weil die reichlichen Nährstoffe viel wirksamer die Wurzeln anziehen als der nackte Fels mit seinem kohlensauren Kalk (bzw. dem Kalk- und Magnesiacarbonat), so bringt der Pflanze die Verträglichkeit mit diesen Mineralstoffen keinen Nutzen, sie ist daher für sie auch hinsichtlich der Anpassung und Variabilität ohne Wert.

Ich habe seitdem keine stichhaltigen Gründe gegen die Richtigkeit dieser Anschauung finden können, obschon ich öfters darüber nachgedacht und mich fleißig in der Natur umgesehen habe. Demnach halte ich es vom Standpunkte einer Pflanze für eine ebenso gewaltige Krise, wenn eine Knautia arvensis von der Wiese genommen und im Gebüsch an einem Waldrande zwischen ganz andere Pflanzen, und dazu noch auf den fast kalkfreien Quarzboden versetzt wird. Schlummern in ihr gewisse formende oder die Gestalt bestimmende Kräfte, so müssen sich dieselben unter solchen Umständen offenbaren, — oder die Pflanze geht zu Grunde. Ein dritter Fall, nämlich der, dass dieselbe gedeiht, aber die ursprüngliche Form behält, existiert thatsächlich nicht, denn es giebt in Gebüschen auf

echtem Kieselboden erfahrungsgemäß keine K. arvensis, weder bei Graz, noch sonst irgendwo.

So wird man durch die Natur der sich aufdrängenden Frage von selbst auf das Gebiet der reciproken Culturen gewiesen. Ich wüsste in der That nicht, was es in solchen Fällen Einfacheres und Natürlicheres giebt, wenn man wissen möchte, ob die beobachteten, morphologisch einander sehr nahe stehenden, aber standörtlich sich ausschließenden Formen durch die auslösenden Factoren des Standortes bedingt sind. Ich denke mir, man wird hingehen und die Pflanzen an ihren Standorten vertauschen; natürlich muss man dabei nicht alle Individuen ins Auge fassen, es wird genügen, dass man die Vertauschung mit einigen vornimmt, von der Voraussetzung ausgehend, dass sich unter gleichen Verhältnissen die übrigen im wesentlichen auch so verhalten würden wie die zum Versuche herangezogenen. Vertauschen die Pflanzen nach einiger Zeit ihre Formen, so ist die Frage gelöst, fällt das Experiment negativ aus, d. h. beharren die Versuchspflanzen bei ihrem ursprünglichen Formzustand, so stehen die Standortsverhältnisse, gegenwärtig wenigstens, in keiner unmittelbaren ursächlichen Beziehung zu den fraglichen Formen der Pflanzen.

Es ist aber auch denkbar, dass nur eine Form in die der anderen Pflanzen übergeht. In diesem Falle möchte ich nicht anstehen, trotzdem einen Nexus zwischen den zwei fraglichen Formen anzuerkennen, wie wohl a priori die Möglichkeit dieses Falles schwer einzusehen ist, weil es uns an diesbezüglicher Erfahrung fehlt. Jedenfalls muss der Versuchssteller sich auf eine umfangreiche Formenkenntnis der Pflanzen und auf zahlreiche Beobachtungen stützen, die im Freien an den natürlichen Standorten gemacht wurden; denn der reciproke Anbauversuch kann nur bei morphologisch sehr ähnlichen Pflanzen, die sich standörtlich ausschließen, entscheidende Ergebnisse zur Folge haben.

Man kann sich keinen einfacheren Vorgang denken. Nennen wir zwei in diesem Sinne in Betracht kommende Formen a und b, ihre natürlichen Standorte  $\alpha$  und  $\beta$ . Demnach hätte man eine entsprechende Anzahl von Individuen an den Standorten zn vertauschen, darauf allein kommt es an, denn die Versuchspflanzen sollen von da an sich selbst überlassen sein. Wenn im Laufe einer absehbaren Zeit die Individuen von a am Standorte  $\beta$  die b-Form, dagegen die b-Individuen am Standorte  $\alpha$  die a-Form angenommen haben, so ist damit der vollgültige Beweis erbracht: 1. dass zwischen den beiden Formen ein Nexus¹) besteht, 2. dass man dieselben nicht als wirkliche Arten, sondern als Varietäten (nach der Auffassung der Kerner'schen Schule), oder als Modification im Nägell'schen Sinne zu betrachten hätte. Bisweilen wird vielleicht nur der einseitige Versuch mög-

<sup>4)</sup> So viel als genealogischer Zusammenhang, soweit von Individuen auf Arten geschlossen werden kann.

lich sein, ein anderes Mal kann es geschehen, dass die Form a zwar in die Form b übergeht, nicht aber umgekehrt. Gleichwohl können auch solche Experimente lehrreich sein und für die Wissenschaft nützlich: Haupterfordernis bleibt, dass sie mit der nötigen Sachkenntnis und Objectivität durchgeführt werden.

## a. Versuche mit Knautia arvensis var. bipinnatifida.

Im Folgenden fasse ich die bisherigen Ergebnisse so kurz als möglich zusammen, indem ich hinsichtlich der Einzelheiten auf die erwähnte Abhandlung in den »Mitteilungen des Naturw. Vereins f. Steierm.« verweise.

- 4. Die eigentliche K. arvensis mit doppelt-fiederspaltigen Blättern geht, wenn man sie auf einen schattigen oder halbschattigen Standort der K. pannonica versetzt, in diese über.
- 2. Die Umwandlung vollzieht sich in 2 bis 3 Jahren so weit, dass der Zielpunkt der Variation mit Sicherheit bestimmbar ist.
- 3. Bisher gelang die Überführung nur auf Kieselboden als Substrat (ein Gemenge von Quarz, Thon und Eisenhydroxyd), worüber eine Lage von Humus ausgebreitet ist und wo die *K. pannonica* spontan am besten fortkommt.
- 4. Auf Kalkboden erreicht die Metamorphose nicht ein so fern liegendes Ziel, es kommt nur bis zur Ausbildung gewisser Mittelformen, die sich aber der K. pannonica um so mehr nähern, je mehr der Versuchsplatz dem Standorte dieser letzteren entspricht.
- 5. Die Umbildung beginnt mit dem Hervortreten von unterirdischen, an der Spitze je eine Rosette tragenden Ausläufern im Sommer, nachdem die Pflanze zum ersten Male auf dem neuen Boden geblüht hat.
- 6. Soviel ich bis jetzt gesehen habe, entwickelt sich die neue Form aus jenen Rosetten, die samt den Ausläufern aus Adventivknospen hervorgegangen sind Knospenvariation. Im nächsten Jahre werden Wurzelfasern an den Ausläufern gebildet, worauf der alte Stock zu functionieren aufhört; aber die seitlichen Blütenstengel entstehen erst im folgenden Jahre, oder noch später.
- 7. Wurde die Versuchspflanze mit verstümmelter (mehr oder weniger verkürzter) Wurzel gesetzt, so geht die Metamorphose schneller vor sich, indem die Bildung von rosettentragenden Ausläufern schon im nächsten Trieb beginnt und die ursprüngliche Form im nächsten Jahre nicht mehr wiederkehrt. Wurde aber die Versuchspflanze mit unversehrter Wurzel ausgehoben und versetzt, so kann es lange dauern bis Sprosse erscheinen, die jenen der *K. pannonica* ähnlich sind. Ist der Versuchsplatz sehr schattig (etwa im dichten Laubwald) gelegen, so geht die Pflanze schon innerhalb von 3—40 Monaten ein.

Bei der Wahl der Versuchsplätze waren mehrerlei Umstände zu be-

rücksichtigen. Vor allem musste darauf Bedacht genommen werden, dass möglichst alle Lagen gegen die Sonne und verschiedene Arten des Bodens vertreten sind. Andererseits sollen die Plätze nicht zu weit von dem ständigen Aufenthaltsorte des Versuchsstellers gelegen sein, damit die Objecte möglichst häufig in Augenschein genommen werden können. Diesen Bedingungen kann im vorliegenden Falle nur die Umgebung von Graz am besten entsprechen.

# b. Mit Knautia pannonica Wettst.

Die Versuchsplätze bieten, wie mir scheint, sowohl hinsichtlich der Bodenart und der Beschaffenheit des tieferen Untergrundes, als auch in Bezug auf die Lage gegen die Sonne und die umgebende Vegetation hinreichende Abwechselung.

- 1. Mehrere Stöcke auf einer Wiese an der Mur mit Alluvialboden (feiner Quarzsand) zwischen K. arvensis, Festuca sulcata und andere Pflanzen des Wiesengrundes im März 1897 gesetzt, änderten bisher ihren specifischen Charakter nicht, sie sind den Eigenschaften der K. pannonica treu geblieben, nur werden sie wegen der viel zu geringen Fruchtbarkeit des Bodens von Jahr zu Jahr schwächer und kümmerlicher.
- 2. Mehrere Stöcke der echten K. pannonica, welche an der Straße in der Ragnitz im Herbste 1896 zwischen Wiesenpflanzen gesetzt worden sind, kommen (der Boden ist nämlich durch die Abschwemm-Producte der Straße gedüngt, daher sehr fruchtbar) vorzüglich gut fort, sie gelangen daselbst zu einem viel üppigeren Wachstum als an ihrem ursprünglichen Standorte, im Walde. An Kraft und Hochwüchsigkeit mit den besten Kräutern und Gräsern der Wiese (Crepis biennis, Arrhenatherum elatius, Tragopogon orientalis u. a.) wetteifernd, entwickeln sie eine sonst selten gesehene Fülle von Laub und Blüten, - aber sie variieren nicht. Sicher würden diese Pflanzen sich auf der Wiese in wenigen Jahren gleichmäßig verbreiten und mit der K. arvensis erfolgreich concurrieren, wenn sie nicht alljährlich schon anfangs oder längstens Mitte Juni abgemähet würden, eben zur Zeit der beginnenden Blüte. Zwar erleiden die meisten Stöcke hierdurch, wegen der außerordentlichen Fruchtbarkeit des Bodens, keine Schwächung, allein eine Vermehrung durch Samen wird so auf diese Weise unmöglich, während K. arrensis zur Zeit der ersten Mahd bereits viel reife Früchte erzeugt und ausgestreut hat, da sie 4 Monat früher zu blühen beginnt. K. pannonica bringt es nach dem Wiesenschnitt nicht mehr zu einer neuen Blüte, K. arvensis dagegen blüht nach der ersten und zweiten Mahd in der Regel nochmals. So kommt es, dass sich von den beiden Knautien diese letztere allein auf den Wiesen behauptet.
- 3. Mehrere Stöcke von echter *K. pannonica*, welche ich im März 1897 auf der Westseite des Schlossberges auf Dolomit (ein Felsvorsprung)

zwischen Gebüsch, halbschattig, gesetzt hatte, vegetieren seitdem sehr kräftig, blühen und fruchten, variieren jedoch nicht, während ein gleichzeitig daneben gepflanztes Exemplar von *K. arrensis* var. *pinnatifida* (von einer Wiese in der Karlau) sich vollständig in *K. agrestis* Schmidt (Blätter grasgrün, fast sämtlich ungeteilt und ganzrandig) verwandelt hat.

- 4. Ein Stock von der echten *K. pannonica*, welchen ich im Herbste 1897 auf einen freien felsigen Dolomitabhang am Schlossberge, westseitig, sonnig, ohne sichtbaren Humus gesetzt hatte, erhielt sich nach glücklicher Überwinterung bis 10. Juli des folgenden Jahres, wo er infolge der Regulierung des Abhangs einging, aber die Pflanze zeigte keine Neigung in der Richtung der *K. arvensis* zu variieren. Allerdings erschien sie im Sommer merklich anders als sie ursprünglich war, denn sie wurde fast ganz kahl, während die Köpfchenstiele und Hüllblättchen drüsig geworden sind. Außerdem hatte die Pflanze infolge der starken Insolation eine merkliche Steifheit angenommen, da das Xylem der Gefäßstränge zu einer ungewöhnlich starken Entwickelung gelangt war, allein hierdurch hatte sie nicht nur keine größere Ähnlichkeit mit *K. arvensis*, sondern geradezu ein ungewöhnliches fremdartiges Aussehen erlangt.
- 5. Auf der Südwestseite des Schlossberges (Dolomit im Untergrund, darüber ein Gemenge von Dolomitsand und Humus) sind um dieselbe Zeit 4897 an verschiedenen Stellen in sonnig freier Lage, zum Teil zwischen Gras, wo nicht weit davon K. arvensis spontan vorkommt, viele Exemplare von K. pannonica gesetzt worden, von denen sich trotz der Ungunst der örtlichen Verhältnisse (excessive Trockenheit des Bodens!) drei bis jetzt erhalten haben. Eine Variation im Sinne der K. arvensis zeigt sich an ihnen nicht (eine vorübergehende Entwickelung des fiederlappigen Blattes im Frühjahr bei einem Exemplare ausgenommen), nur erscheinen die Blätter der Rosette kürzer gestielt, das Haar dichter und kürzer, im Frühjahr beinahe sammetartig: es ist die Forma brevifolia, die von der normalen K. pannonica nur sehr wenig, von der echten K. arvensis aber so weit differiert wie K. pannonica.
- 6. Vorübergehend erschien bei drei Exemplaren das eine in der Ragnitz unter den sub 2 bezeichneten Versuchsobjecten, ein zweites unter den sub 3 angeführten und ein drittes am Schlossberge, ganz oben südseitig im Frühjahr einzelne fiederlappige Blätter, welche anfangs die Vermutung aufkommen ließen, dass es zu einer Variation im Sinne der K. arrensis kommen werde, später aber als ein Rückschlag erkannt wurden, da die folgende Blatt- und Blütenentwickelung mit einer K. arrensisnichts gemein hat als die Gattungs-Charaktere.

Zu diesen Versuchen wurden nur Stöcke verwendet, die ich an en und derselben Stelle im Ragnitzer Walde ausgehoben hatte, und die nach einer genauen Untersuchung meines Wissens niemals das fiederlappige Blat an ihrem ursprünglichen Standorte hervorgebracht hatten. Sie gehöre

sämtlich zur typischen K. pannonica mit kurzem schiefen, rückwärts abgestorbenen Rhizom, von dem lange weithin ausgreifende Wurzelfasern ausgehen; kennzeichnend ist auch die terminale Rosette, in deren Umfange die bogenförmig aufsteigenden Blütenstengel entspringen.

Es folgt aus den angeführten Ergebnissen obiger Culturversuche, dass die K. pannonica, unter Standortsverhältnisse versetzt, welche der K. arrensis entsprechen, in diese nicht übergeht und überhaupt keine Neigung zeigt, sich dieser zu nähern, da die eben bezeichneten Fälle des Erscheinens fiederlappiger Blätter als Ausnahmen zu betrachten sind, die vom atavistischen Standpunkt eine bessere Erklärung finden, als wenn sie den Erscheinungen der progressiven Variation gleichgestellt werden.

Damit steht das Verhalten der *Purpurascentes*, deren Kern- und Ausgangspunkt *K. pannonica* bildet, in den Südkalkalpen, auch schon in der Umgebung von Graz (im Zuge des Plawutsch), in voller Übereinstimmung: es kommt an freien Stellen auf kalkhaltigem Boden, wo eine *K. arrensis* zu vermuten wäre, kein Bindeglied zwischen den *Purpurascentes* und *Arrenses* vor. Erstere vertragen selbst den Dolomitboden (Schutt mit Erica) und den calcitischen Fels, wenn Gebüsch in der Nähe ist, recht gut. In den oberen Lagen, von 700 m aufwärts, ist die Var. *hirsuta* auf sonnige Lagen angewiesen.

# c. Knautia silvatica und K. pannonica.

Um die Beziehungen zwischen K. pannonica und K. silvatica kennen zu lernen, nahm ich mir vor, diese beiden in ihrem Grenzgebiete einer genaueren Besichtigung zu unterziehen. Als ein solches Grenzgebiet kann z. B. die Fölz, eine waldige Thalschlucht bei Aflenz östlich vom Hochschwab mit den benachbarten Thälern gelten, wo K. pannonica bis 800-900 m vordringend, mit der präalpinen K. silvatica zusammentrifft, so insbesondere im Jauring- und Feistring-Graben. Hier beobachtet man nicht selten Mittelformen, an denen die blaurote Farbe der Blüten und die mangelhafte Ausbildung der grundständigen Rosette zweifellos auf eine Annäherung an K. silvatica hinweisen.

Echte K. silratica, kenntlich an dem dünnen weitausgreifenden, nur einen (und zwar aufrechten) Blütenstengel hervorbringenden Rhizom, ferner an dem Mangel einer grundständigen Rosette und an den blauroten Blüten, kommt in diesem Grenzgebiete ungemein zahlreich vor auf hunusreichem Boden zwischen Rhododendron hirsutum, Erica und üppigem Waldmoos (Hypnum) in schattiger und halbschattiger Lage, sowohl in der Fölz als auch im Feistring-Graben, nicht minder in den östlichen Alpenthälern des Hochschwab-Gebietes und gegen Mariazell.

In Hinblick auf diese Vorkommensverhältnisse erschien mir nach einiger Überlegung, nachdem ich alle der Beobachtung zugänglichen und mir bekannten Umstände erwogen hatte, die Möglichkeit der Überführung einer

K. pannonica in K. silvatica oder eine dieser nahe stehende Form der Coerulescentes gegeben: es blieb, um diese Vermutung auf die Probe zu stellen, nur eine passende Wahl des Standortes, dem die Versuchsexemplare zu entnehmen wären, übrig.

In der Umgebung von Graz giebt es zwei waldige Örtlichkeiten, deren klimatische Verhältnisse, wenn wir von der Höhenlage und Bodenart absehen, mit den Thälern des östlichen Hochschwab-Gebietes einiges gemein haben: es sind das die kältesten, weil dort im Frühjahr der Schnee am längsten liegen bleibt; die eine ist am Waldsaum ober dem Hilmteiche, die andere im Stiftingthale, wo infolge der reichlichen Humusbildung in sehr schattiger Lage Bedingungen geschaffen sind, die einer K. silvatica ohne Zweifel günstig sein müssen. Allein nur am Hilmteiche gedeiht K. pannonica wirklich in Massen und zeigt in dem dünnen, mehr oder weniger kriechenden Wurzelstock eine Ähnlichkeit mit K. silvatica. Allerdings sind Stöcke mit fehlender Rosette auch hier sehr selten, und man kann sagen, dass in der Umgebung von Graz die echte K. silvatica fehlt. Dieser Stelle habe ich im Herbste 1897 10 junge Stöcke entnommen, die ich mit Wurzeln ausgrub und weiter oben zwischen üppig wachsendes Moos - es ist Polytrichum commune, das unter Eichengesträuch große Polster bildet, der Untergrund besteht aus Quarzgerölle und Quarzsand — einsetzte. Der Versuchsplatz steht also auf echtem Kieselboden, in unmittelbarer Nähe wächst keine Knautia, wohl aber Calluna, ferner Nardus stricta, nicht weit davon Alnus viridis.

Beim Setzen achtete ich weniger darauf, dass die Wurzeln sofort in das mineralische Substrat gelangten, als vielmehr auf den Umstand, von dem ich am ehesten nicht nur das Gelingen des Versuchs, sondern auch einen bündigen Bescheid auf die mir vorschwebende Frage erhoffte. hatte nämlich beim Untersuchen der K. silvatica in der Fölz wahrgenommen, dass dort wo die Pflanze in schwellendem Moos zwischen Erica wächst, der Wurzelstock nach Art eines Lycopodium ausläuferartig kriecht, dabei auf eine lange Strecke hin das mineralische Substrat nicht berührt und erst am Ende mit einzelnen Fasern in dieses letztere eindringt. Es war daher nicht unwahrscheinlich, dass die Pflanzen sich nach und nach einwurzeln würden, auch wenn ich sie einfach ins Moos versenkte, ohne ihre Wurzeln mit Sand oder Erde zu bedecken, da sie aus dem Inneren der Moospolster Feuchtigkeit in genügender Menge ziehen konnten, weshalb eine wenn auch langsame Einwurzelung und Bestockung nicht außerhalb des Bereiches der Möglichkeit lag. Bei fünf Versuchspflanzen hatte ich jedoch mitten im Moospolster die Wurzeln mit Quarzsand, dem etwas IIumus beigemischt war, bedeckt.

Natürlich hegte ich nur eine geringe Hoffnung, dass sich die Versuchspflanzen an diesem ungewöhnlichen Standorte auf die Dauer halten würden; denn auf einem Boden, der nur Calluna, Nardus, Polytrichum und das

gemeine Hypnum der Heide (H. cupressiforme und ähnliche Arten) zu ernähren vermag, ist eine spontane Knautia unmöglich. Da aber, wie sich in anderen Fällen gezeigt hat, eine Variation schon innerhalb weniger Monate zu erwarten stand, so schien mir der Versuch zweckmäßig. Es lag ja auch in meiner Absicht, die Pflanzen in eine möglichst kritische Existenzlage zu versetzen, um zu erfahren, ob eine Neigung zum Variieren überhaupt besteht.

Bis zum 9. September 1899 erzielte ich folgendes Resultat:

Alle Versuchspflanzen sind am Leben geblieben, sie haben sich aber wenig bestockt; drei haben seitliche Blütenstengel und eine gipfelständige Rosette nach Art der *Purpurascentes* ausgebildet, fünf haben es zu einem sehr schwachen Trieb gebracht, über dessen weitere Beschaffenheit sich bis jetzt nichts Sicheres sagen lässt, zwei haben sich im Sinne der *Coerulescentes* weiter entwickelt, in dem sich die Achse der Rosette um volle 10—12 cm verlängert hat, während die Bildung des seitlichen Blütenstengels unterblieb; Stengel und Blätter ganz kahl und von der Beschaffenheit wie bei Var. *pseudo-succisa*!

Und doch sind an der Stelle, wo ich die jungen Versuchspflanzen ausgegraben hatte, nur Stöcke zu sehen, die höchstens im Rhizom mit den Coerulescentes eine Ähnlichkeit haben, und von einer Var. pseudo-succisa ist nirgends in der Umgebung von Graz eine Spur, nirgends eine echte K. silvatica!

Um die Pslanzen, wenn möglich weiter am Leben zu erhalten, setzte ich am 9. September dem Boden Kalkerde zu, dieselben hätten sonst den nächsten Winter schwerlich überlebt. Einige erholten sich im Laufe des Herbstes.

Vom October 1896 bis Növember 1898 sind 170 Pflanzen in der Umgebung von Graz gesetzt worden, teils in den Frühjahrsmonaten, teils im Sommer und Herbst. Ich pflege die Erde von den ausgegrabenen Stöcken abzuschütteln, um die Versuchsobjecte unmittelbar mit dem neuen Medium des Bodens in Berührung zu bringen, muss aber auch bemerken, dass es sehr schwer ist, dieselben unverletzt aus dem Boden zu ziehen. Bei K. arvensis geht auf den Wiesen die Wurzel sehr tief, bei K. pannonica sind die Fasern des Rhizoms sehr lang und greifen tief in das Substrat ein, ich konnte sie daher niemals ausheben, ohne sie zu zerreißen oder sonst wie zu verletzen.

Trotzdem war dieser nachteilige Umstand kein sehr großes Hindernis für das Gelingen und Gedeihen der Culturen. Als ein viel schlimmeres Übel erwies sich die schattige Lage, in welche die Versuchspflanzen der K. arvensis zu versetzen waren. Hierbei machte ich mehrere unerwartete Erfahrungen, so z. B. dass eine im Schatten des Waldes gewachsene K. pannonica den sonnig-dürren Dolomitfels viel besser verträgt als eine

auf der Wiese gewachsene K. arrensis den humusreichen, aber schattigen Boden des Waldes zu ertragen vermag, sich aber auf einer Erdblöße auf sonnig-freiem Heideboden leicht einwurzelt und im selben Sommer sogar zweimal blühen kann! Fürwahr überraschende Gegensätze, und man kann das geringere Lichtausmaß weder durch eine günstigere Bodenmischung, noch durch eine Auswahl der mitwachsenden niederen Pflanzen gänzlich compensieren. Das einzige Mittel, die Cultur im Walde zu sichern, besteht in der Verwendung möglichst kräftiger Versuchsindividuen und in der Auswahl besonders passender Plätze, die sich nur da finden, wo K. pannoniea spontan am besten fortkommt. Das sehr gedämpfte Licht des Laubwaldes vertragen die Knautien nicht; viel verlorene Zeit und Mühe habe ich auf Culturen unter Buchenbäumen und im Laubgehölz an der Nordseite des Schlossberges verwendet: es hat schließlich nur das zwischen Stämmen und dem lockeren Geäste des Kiefernwaldes (P. silvestris) durchschimmernde Licht zum Ziele geführt.

Würde man solche Culturen zu dem Zwecke vornehmen, um an den Versuchspflanzen das Auftreten absolut neuer Charaktere zu beobachten, oder gar zu sehen, ob und wie infolge einer Divergenz der anfänglich geringfügigen Unterschiede nach und nach erhebliche diagnostische Verschiedenheiten resultieren, so wäre der Zeitraum von zwei Jahren freilich viel zu kurz, auch zwei oder drei Menschenalter würden wahrscheinlich nicht genügen. Hier handelt es sich aber um etwas ganz anderes. einfache Beobachtung der Knautien an ihren gewöhnlichen Standorten macht es wahrscheinlich, dass die Gestaltung der Pflanze im vorliegenden Falle von den Standortsverhältnissen abhängt. Durch den Versuch soll nur diese Vermutung bestätigt oder widerlegt werden. Voraussichtlich muss ein Zeitraum von zwei bis vier Vegetationsperioden genügen, um dies zu erweisen, wenn die Pflanze sofort auf die Reize des neuen Bodens, des neuen Lichtausmaßes, der neuen Nachbarschaft u. s. f. reagiert. Nachdem mehrere Vorversuche dies zur vollen Evidenz dargethan haben, so wurden die Culturen hierauf im Laufe der letzten drei Jahre in größerem Umfange in Angriff genommen; die Resultate der jüngsten im Hochschwab-Gebiete, im Vellachthale ober Eisenkappel (Kärnten) und in der Umgebung von Graz unternommenen (ich habe auch auf die Gattungen Scabiosa, Ajuga, Viola, Circaea, Brachypodium u. a. die Anbauversuche ausgedehnt) können erst in der Folge bekannt gegeben werden.

Auf Grund des bisherigen Befundes lässt sich die genetische Zusammengehörigkeit der in Betracht kommenden Formen folgendermaßen übersichtlich darstellen:

A. **Silvaticae**. Humusliebende Pflanzen schattiger Standorte mit schiefem, langfaserigem Rhizom und grasgrünen, in der Regel ungeteilten

Blättern. Kelch spärlich bewimpert, bisweilen fast kahl; Kelchboden beckenförmig; Fruchthüllchen an der Spitze merklich verengt, an der flachen Seite in der Mitte undeutlich gekielt.

a. Purpurascentes. Rhizom kurz (2—6 cm lang), rechtwinklig abgebogen, hinten später absterbend, daher wie abgebissen, mit weitausgreifenden Wurzelfasern, an der Spitze immer mit einer perennierenden Blattrosette endigend, die niemals zu einem Blütenstengel auswächst. Die Blütenstengel, bei kräftigen Individuen stets mehrere, in monopodialer Entwickelung teils aus den Achseln der vorjährigen, teils vorvorjährigen Rosette hervorbrechend, beginnen ihre Entwickelung mit 2—3 Vorblättern und erheben sich in einem Bogen armleuchterartig. Fruchthüllchen an der Spitze grün, halsartig verengt, schmäler als der Kelchbecher oder Kelchboden. Blüten frisch und trocken purpurn, die äußern niemals strahlend, nicht viel länger als die Hüllblättchen des Köpfchens.

Var. drymeia. Grundständige Rosette stark entwickelt, ihre Blätter länglich-eiförmig oder etwas breiter, mit 8–40 cm langer Spreite und in der Regel ebenso langem Stiel, gekerbt, abstehend behaart, bisweilen rauhhaarig. Stengel meist mehrere, 30–70 cm lang, unten oft zwiebelhaarig, rauh. Stengelblätter eiförmig, die unteren mit kurzem breitem Stiel, die oberen breiteiförmig, sitzend, sich mit den Basisrändern berührend, grobgezähnt, nicht selten eingeschnitten-gezähnt. Bei üppigen Individuen sind die Stengel ästig und, wenn die Witterung günstig ist, auch im Herbst zu fortwährender Innovation geneigt, so dass häufig im October und November neue Blütenköpfehen hervorsprossen. Charakteristisch ist auch der sehr verflachte, kurzzähnige, fast kahle Kelchbecher, dessen Zähne sehr gedunsen sind.

Es ist das die Knautia pannonica (Jacq.) Wettst. Beiträge zur Fl. von Alban. 62 = Scabiosa pannonica Jacq., K. silvatica β. drymeia Beck Fl. von N.-Österr. 4448. Trichera drymeia Nym. Suppl. 60. K. silvatica var. pubescens Gremli Exc. Fl. Schweiz 6. Aufl. 226. Scabiosa ciliata Rehb. Icon. XII 4351. - In Hecken, Gebüschen und an Waldrändern, besonders in den Auen längs der Bäche, Flüsse und Straßen in den unteren Regionen durch das westliche Ungarn, Niederösterreich, Steiermark, die angrenzenden Teile Kärntens, durch Krain und Küstenland bis ins nördliche Istrien verbreitet, nur ungefähr bis 600 m hinauf typisch. -- Bei Graz und durch ganz Mittelsteiermark gemein, sehr häufig auch in Untersteier, dagegen im gebirgigen Nordwesten Steiermarks selten und nur längs der größeren Verkehrslinien beobachtet. Eigentlich heimisch ist K. pannonica in den wärmeren Gegenden des westlichen Ungarn und in dem angrenzenden östlichen Teile Steiermarks, soweit der Weinbau betrieben wird; hier tritt sie an den ihr zusagenden Standorten so massenhaft auf, dass sie oft jede andere Kräutervegetation verdrängt; hier incliniert sie auch stark zur Üppigkeit, wobei nicht selten die oberen Sten-

gelblätter übermächtig entwickelt und die Hüllblätter der Blütenköpfchen monströs vergrößert erscheinen. Oft beobachtet man auch Schlitzung der oberen Stengelblätter.

Vorderhand lassen sich die Grenzen der Verbreitung kaum genauer bestimmen, einesteils weil noch zu wenig Beobachtungen vorliegen, andererseits weil die typische Pflanze nach oben, und hier und da auch in horizontaler Richtung, allmählich in andere sehr ähnliche Formen übergeht, deren schärfere Begrenzung nicht möglich ist 1).

Var. hirsuta. Rosette schwach entwickelt, ihre Blätter kurz gestielt, von dichten abstehenden Haaren rauh, bisweilen beinahe borstig. Stengel in der Regel nur einzeln, 20—40 cm lang. Die oberen Stengelblätter eilanzettlich, am Grunde nicht sehr verbreitert, spärlich gezähnt. Hüllblätter der Blütenköpfchen meist schmal, verlängert-zugespitzt, borstig gewimpert. Im übrigen mit voriger übereinstimmend. — Bisher nur in den Thälern der Karavanken und Sannthaler Alpen beobachtet, 700—1400 m, hier sehr verbreitet und nicht nur längs der Bäche, sondern auch auf weiter gelegenen Abhängen auf jedem Gebirgsboden, nicht selten in sonniger Lage, häufig. Beachtenswert ist, dass die Pflanze selbst auf trockenem Dolomitschutt zwischen Erica ihren Charakter bewahrt. Nach abwärts geht sie allmählich in die Var. drymeia über.

Var. lanceolata. Blätter der Rosette lanzettlich, spitz, kleingesägt, nicht stark behaart, Behaarung weich. Stengel 2—3, seltener einzeln, 20 bis 50 cm lang, am Grunde nicht zwiebelborstig; obere Stengelblätter eilanzettlich, gesägt. Die Hüllblätter der Blütenköpfchen schmal, lang zugespitzt, lang gewimpert. — Wurde bisher in der Bärenschütz-Klamm (Steiermark, nördl. von Graz), 700—800 m beobachtet, außerdem im Feistring-Graben bei Aflenz, ist aber in den Nord-Kalkalpen wahrscheinlich weiter verbreitet.

Var. brevifolia. Blätter der Rosette sehr kurz gestielt, fast stumpf, von kurzen dichten Weichhaaren (im Frühjahr) wie Sammt oder Plüsch anzufühlen. Stengel in der Regel einzeln, 20—40 cm lang. Obere Blätter

<sup>4)</sup> Ich habe diese Formen in meiner oben citierten Abhandlung zu einer eigenen Varietät unter dem Namen Var. montana vereinigt; da ich aber später gefunden habe, dass bereits im Prodromus von De Candolle eine im Kaukasus vorkommende Knautia den Namen K. montana führt und es gegenwärtig üblich ist, auch Varietäten kurz mit einem Speciesnamen zu bezeichnen, so ziehe ich es, um Missverständnisse zu vermeiden, vor, den Namen »montana« aufzugeben und jene Formen als ebenso viele Varietäten im Folgenden zu beschreiben. In eine strengere Gliederung (Über- und Unterordnung) der hier in Betracht kommenden Formen kann man ja bei dem jetzigen Stande der Sache noch nicht eingehen, hierzu sind weitere und durch längere Zeit fortgesetzte Untersuchungen erforderlich. Für die Feststellung ihrer geographischen Verbreitung wird man die älteren Angaben kaum verwerten können, denn da ist meist nur von einer Scabiosa arvensis und S. silvatica die Rede, deren Beschreibung immer eine sehr dürftige ist.

eilanzettlich, ungleichmäßig gesägt, meist mit wenigen Zähnen. Im übrigen wie Var. drymeia. — Form freierer sonnigerer Standorte in den unteren Regionen, bei Graz z. B. nicht selten, sonst noch nicht beobachtet.

Alle vier Varietäten stehen einander ungemein nahe; sie können als besondere, den Standorts-Verhältnissen angepasste Ausbildungsformen eines und desselben Grundtypus betrachtet werden, es sind wohl nur Modificationen desselben. Dennoch kann ich mich nicht entschließen, sie zusammenzufassen und zu einer K. pannonica im weiteren Sinne zu vereinigen, weil die Scabiosa pannonica Jacquins (= Trichera drymeia Nym.) nach den maßgebenden Autoren auf die Pflanze des westlichen Ungarn zu beziehen ist, eine Erweiterung des Begriffs aber dem Verständnis der Formentwickelung der verwandten Knautien nur abträglich wäre.

Von dem Typus der *K. pannonica* entfernt sich von allen mir bisher bekannten Formen dieser engeren Abteilung am meisten die folgende.

Var. elongata. Blätter der Rosette verlängert-lanzettförmig, samt Stiel 20—30 cm lang und darüber, der Stiel ungefähr so lang wie die Spreite, die äußeren ganzrandig, die inneren schwach gekerbt-gesägt, alle lang zugespitzt. Stengel nur mit 4—2 Blattpaaren, Blätter länglich, vorn gesägt, mit langer Spitze. Schmal und sehr verlängert sind auch die am Rande stark gewimperten Hüllblättchen der Blütenköpfe. Behaarung im Wesentlichen wie bei K. pannonica. — Wurde bisher nur an einer Stelle, und zwar in einer Thalschlucht zwischen Eisenkappel und Bad-Vellach in Kärnten, beobachtet.

Var. laciniata. In der Rosette meist mit K. pannonica übereinstimmend, an den oberen Teilen kurz-weichhaarig oder dichtflaumig, grasgrün. Stengelblätter sehr weich, fiederspaltig mit länglichen, breitlinealen Lacinien. Die Blätter der Rosette ungeteilt, oder (seltener) fiederlappig mit breiten stumpfen Lappen. Hüllblättchen oft schmal und sehr lang zugegespitzt, bisweilen monströs vergrößert, in Gebirgsgegenden immer verlängert und stark gewimpert, die Köpfchenstiele reichlich mit abstehenden Steifhaaren besetzt. — Zeigt nicht selten eine auffallende Annäherung an gewisse Formen der Arvenses, besonders der Var. pinnatifida, was man auch an den schwankenden Charakteren des Kelches erkennt. Bei der typischen Form sind die Lacinien der Stengelblätter 4-4 cm lang, 5-10 mm breit, Rhizom und Innovation wie bei K. pannonica. — In Waldungen und Auen mit dichtem Ufergebüsch, an Waldrändern und auf Waldwiesen durch ganz Mittelsteiermark verbreitet, wurde auch bei Mixnitz 1300-600 m), bei Aflenz in Obersteier 700-4100 m beobachtet. Anklänge an diese Form fand ich öfters bei Oberwölz, 800-850 m. In der nächsten Umgebung von Graz kommt Var. laciniata am Waldrande ober dem Hilmteich (gegen Maria-Trost) vor.

b. Coerulescentes. Rhizom dünn, mehr oder weniger kriechend, mit wenigen, aber langen Wurzelfasern. Eine grundständige Rosette fehlt, an deren Stelle nur eine seitliche Knospe am Grunde des Stengels; aus dieser entwickelt sich im nächsten Jahre ein Blütenstengel, der stets aufrecht ist und bald gleichmäßig, bald (durch rosettenartige Stauung der Blätter) ungleichmäßig beblättert ist. Blätter eilänglich bis lanzettlich, seltener breit, gezähnt oder gesägt, die unteren mit breitem Stiel, die oberen sitzend, öfters samt dem Stengel verkahlend. Kelchborsten (bei sehr schattiger Lage der Pflanze) gegen die Spitze violett. Blüten frisch blaurot, werden beim Trocknen lasurblau. — Die Innovation des Wurzelstocks sympodial. Jedes Jahr wird am Grunde des Stengels eine überwinternde Knospe angesetzt, worauf sich darunter eine lange Wurzelfaser bildet, weshalb man nach mehreren Jahren an dem Rhizomstrang eine Reihe von alten Stengelresten (oder Stengelnarben) mit ebenso vielen Wurzelfasern erblickt, da unter jedem Stengelrest eine Faser hängt; rückwärts stirbt das Rhizom nicht ab, sondern geht in eine oder mehrere lange tief eindringende Wurzelfasern aus. — Pflanzen der Hochgebirgs-Thäler.

Var. dipsacifolia. Bis 4 m hoch, sehr kräftig. Stengel je nach dem Standorte bald mehr, bald weniger rauhhaarig. Blätter groß, die unteren und mittleren 12-18 cm lang, 7-10 cm breit, länglich bis elliptisch, die unteren allmählich in den Stiel verschmälert, alle sehr breitgestielt, nur die obersten fast sitzend, die untersten bisweilen ganzrandig, die übrigen in der Regel entfernt-stumpfgesägt, niemals wirklich gekerbt, auch niemals mit plötzlich zusammengezogener (rasch zugescheifter), sondern stets allmählich in den sehr breiten Stiel übergehender Spreite. Stiel 4-3 cm breit, hier und da fast von der Länge der Spreite, alsdann scheinbar das Blatt mit herzförmiger Basis sitzend. Die größte Breite der Spreite ungefähr in der Mitte, bei den unteren Blättern meist über der Mitte. Zähne und Behaarung des Kelches je nach der Beschaffenheit des Standortes sehr variabel: in sonniger Lage ist dieser reichlich bewimpert, Zähne gelblich weiß, verlängert (bis zur halben Fruchtlänge), Pflanze stärker behaart, rauhhaarig, mit derben Blättern und stark behaarten Fruchthüllchen; in schattiger Lage, besonders in Thal- und Waldschluchten: Kelch und Fruchthüllchen spärlich behaart, Kelchzähne verkürzt, violett, Pflanze wenig behaart. - Im allgemeinen erinnert diese Varietät durch ihren Habitus bisweilen an Dipsacus, bald mehr an D. pilosus, bald an D. silvestris1). — Scabiosa dipsacifolia Host nach Rehb. Icon. XII f. 4352. K. dipsacifolia Beck Fl. von N.-Österr. 4147. Nach v. Wettstein die praealpine Form der K. silvatica Duby.

In der präalpinen Region der nördlichen Kalkalpen von Obersteier

<sup>4)</sup> Die Blätter sind aber meist mit denen einer sehr kräftigen K, arvensis (wo diese ungeteilte Blätter hat) vergleichbar.

allgemein verbreitet, bis in die Krummholzregion (1800 m), in tieferen Lagen vielfach mit der folgenden vermischt und auch durch unmerkliche Zwischenstufen in diese übergehend. Kommt auch in den Karpathen vor (weniger typisch). In den Süd-Kalkalpen fehlt sie zwar nicht, scheint aber dort nicht häufig zu sein. In den Julischen Alpen ist sie am Natisone mit Sicherheit nachgewiesen, dagegen fehlt mir jede Spur dieser Pflanze aus den Tauern.

Var. acuminata. Der vorigen sehr nahe stehend, aber kleiner, schmächtiger, nur 20 — 60 cm hoch. Die Blätter des Stengels lang-zugespitzt, Stiel 5—10 mm breit; obere Stengelblätter mehr kleingesägt. Was von der Variabilität des Kelches bei jener gesagt ist, gilt auch von dieser. Zwischen Moos und dichtem Gekräute erscheint der Stengel schlank, hochwüchsig und gleichmäßig beblättert, wo aber die Pflanze isoliert ist, beobachtet man die Stauchung des Wuchses in allen Stufen, bis zur grundständigen Rosette, wobei der Stengel fast blattlos und daher schaftartig ist. — K. acuminata Opiz Ök. Fl. Böhm. II 4, 202. K. silvatica Duby 2. typica nach Beck 1. c. 4148. Die Normalform der K. silvatica L. Duby nach v. Wettstein.

Durch die ganze Waldregion der nördlichen Kalkalpen von 800—1400 m allgmein verbreitet und vorzugsweise in der Nähe der höheren Gebirge sehr häufig, in typischer Ausbildung zwischen *Rhododendron*; weiter im Süden dagegen seltener und weniger typisch.

Var. pseudo-succisa. Schließt sich eng an Var. acuminata an, in den Umrissen und in der Berandung der Blätter kommt sie ihr gleich, aber die Blattstiele sind noch schmäler, nur 3-5 mm breit. Noch mehr ist diese Varietät durch die Neigung zur Calvescenz gekennzeichnet, denn völlige oder fast völlige Kahlheit ist die Regel, außerdem beobachtet man hier die rosettenartige Stauung der Blätter bei isolierten Individuen noch häufiger als bei Var. acuminata. Eine weitere Eigentümlichkeit dieser Varietät besteht in der Steifheit des Stengels und der Blätter in freierer Lage, besonders auf hartem Boden, wo die Pflanze durch ihren Habitus auffallend an Succisa pratensis erinnert. — Es ist mir nicht bekannt, dass die in Rede stehende Form von einem Phytographen eigens unterschieden worden wäre.

Im Bereiche der Waldregion hier und da in den nördlichen Kalkalpen, z. B. in der Fölz und in anderen Alpenthälern des östlichen Hochschwab-Gebietes, 800—1000 m. Am Erlafsee bei Maria-Zell, wahrscheinlich auch anderwärts. — Auch diese Form ist gegen die übrigen nahe verwandten so wenig scharf abgegrenzt, wie andere Typen der heimischen Knautien unter einander.

B. Arvenses. Pflanzen freierer Standorte mit pfahlwurzelartigem Rhizom, von dem nur kurze schwache Wurzelfasern ausgehen, mit matt-

grünen, großenteils geteilten, in der Regel fiederspaltigen Blättern. Kelch bärtig gewimpert; Kelchboden trichterförmig. Fruchthüllchen an der Spitze wenig verschmälert, dort ungefähr von der Breite des Kelchbechers, an der flachen Seite deutlich gekielt. Blüten bläulich-lila (getrocknet blau), oder pfirsichblütrot, alsdann getrocknet von demselben Farbenton, die äußeren bei typischen Formen strahlend, doppelt so lang als die Hüllblätter des Blütenköpfchens. Hüllblätter und Köpfchenstiele sehr häufig drüsig.

Die Art der Sprossung ist bei den Arvenses für die ganze Gruppe charakteristisch. Die Pfahlwurzel bildet vom Frühjahr bis zum Herbst in verschiedener Höhe seitliche Knospen, aus denen (mehr oder weniger gestielte) Blattrosetten entstehen. Diese Rosetten überwintern zwar, aber niemals so vollständig wie die terminalen Rosetten der Purpurascentes, indem die äußeren Blätter schon bei den ersten Frösten absterben. Aus dem inneren Teil jeder Rosette erhebt sich im nächsten Frühjahr oder Sommer ein aufrechter Blütenstengel. So kommt es, dass - natürlich bei kräftigen Stöcken - das Rhizom ästig wird, nur dass die Rosettenbildung, infolgedessen selbstverständlich auch die Stempelentwickelung. nicht gleichzeitig, sondern durch successive Nachschübe erfolgt, wodurch sich die Innovation bei ein und demselben Individuum im Laufe des Jahres wiederholt. Die Köpfe, die einmal einen Blütenstengel abgegeben haben. sterben im Winter ab, und aus Adventivknospen, oft 5-10 cm unter der Spitze, können neue Wurzelköpfe entstehen, mit neuen Rosetten und neuen Blütenstengeln. Die Innovation des Rhizoms beruht somit auf seitlicher Sprossung und baumartiger Verzweigung. Total anders als bei den zwei Abteilungen der Silvaticae! Natürlich sind die Innovationsverhältnisse bei schwächlichen Individuen einfacher, doch wird nie eine terminale Rosette angelegt.

Niemals schließt das Wachstum innerhalb der Rosette während des Spätsommers oder des Herbstes völlig ab, vielmehr bleibt der innerste Teil derselben auch während der Winterruhe entwickelungsfähig, und im Frühjahre setzt sich die Blattbildung fort, wie wenn im Winter keine Unterbrechung stattgefunden hätte. Bei den Coerulescentes ist dagegen nur eine überwinternde Stockknospe da, und bei den Purpurascentes entstehen im Spätsommer und Herbst Niederblätter (Vorblätter der nächstjährigen Blütenstengel) in Form von winterlichen Knospenschuppen, wodurch die Weiterentwickelung des Triebs einen jähen Abschluss findet, ob dann die milde Witterung des Herbstes noch so sehr dem Wachstum günstig ist. In diesem letzteren Falle findet bei den Arrenses immer eine rege Nachsprossung statt. — K. arrensis Aut. im weitesten Sinne.

a. **pratorum**. Pflanzen des Alluvialbodens, vorzugsweise der Wiesengründe, mit kräftigem, senkrecht in den Boden eindringendem Wurzel-

stock. Kelch engtrichterig, Kelchzähne eiförmig, etwas gedunsen, Behaarung je nach dem Standorte verschieden, doch fehlen bei typischen Formen stets die Zwiebelhaare an den unteren Teilen des Stengels, an ihrer Stelle sind dichte, meist rückwärts geneigte weißliche Steifhaare an den unteren Internodien, Köpfchenstiele und Hüllschuppen, oft auch alle oberen Teile des Stengels reichlich drüsig. — Stengel aufrecht, beblättert, samt den Blättern graugrün. — K. arrensis sensu stricto.

Var. bipinnatifida. Alle Blätter, auch die der Rosetten, doppeltiederspaltig, die des Stengels mit sehr schmalen Lacinien, die der Rosetten mit breiteren und kürzeren Abschnitten, letztere stumpf oder zugespitzt. Die Blätter des zweiten und dritten Triebes nur wenig verschieden von denen des Frühjahrstriebes. — Auf Wiesen allgemein verbreitet, bis auf die höheren Gebirgswiesen.

Var. pinnatifida. Blätter der Rosetten fiederlappig mit kurzen stumpfen Lappen, die des Stengels einfach-fiederspaltig mit länglichen schmalen Lacinien. Im übrigen von der vorigen nicht verschieden. — Auf Wiesen sowohl in den Niederungen als auch im Gebirge sehr verbreitet. Ich sah diese Varietät auf den obersten Alpenwiesen bei Ampezzo (Südtirol) in 4500—4600 m absoluter Höhe noch in Menge, ohne dass die Pflanze irgendwie anders ausgesehen hätte als auf den Wiesen bei Graz, oder weiter nördlich in Obersteier.

Var. diversifolia. Die Blätter der Rosetten, oft auch die unteren des Stengels ungeteilt, gesägt bis gekerbt (an den Rosetten mit groben stumpfen Zähnen), oder kurz-gelappt, von den Stengelblättern wenigstens die oberen fiederspaltig, mit schmalen (linealen) Lacinien. — K. arvensis var. diversifolia Neilr., Fl. N.-Österr. S. 349. — Auf Wiesen sehr verbreitet, übrigens sehr gestaltenreich, indem die Blätter bald mehr, bald weniger eingeschnitten sind, die unteren des Stengels bald ungeteilt, bald fiederlappig oder selbst fiederspaltig erscheinen. Manchmal gleichen die Blätter der Rosetten durchaus denen der Purpurascentes der vorigen Abteilung (nur sind sie niemals wirklich gekerbt), so dass man eine Hybridität anzunehmen geneigt wäre, wenn sich derartige Erscheinungen nicht unter Umständen zeigen würden, welche gegen eine Bastardbildung sprechen.

b. apricorum. Pflanzen magerer, sonnig-trockener Plätze mit spärlichem Graswuchs, der Felstriften und Sandfelder. Blätter mattgrün, die der Rosetten meist ungeteilt (wenigstens die äußeren), die des Stengels am Grunde fiederlappig bis fiederspaltig. Aus den entfernteren Adventivknospen gehen stets Rosetten mit ungeteilten, ganzrandigen Blättern hervor. Die unteren Internodien des Blütenstengels sehr verkürzt, die Blattpaare daher zu einer Rosette verdichtet, die mittleren und oberen Stengelblätter dagegen sehr reduciert, bracteenartig.

Var. collina. Die inneren, im nächsten Frühjahre zugewachsenen Blätter der zweijährigen Rosette gesägt oder gekerbt, die folgenden jüngeren mehr oder weniger geteilt, einfach- bis doppelt-fiederspaltig. Der Stengel schaftartig, nur 4, seltener 2 Paar reducierte Hochblätter oberhalb der Rosette tragend. Die Behaarung je nach dem Standorte sehr verschieden, bald dicht-kurzhaarig (davon die Pflanze grau), bald locker-steifhaarig, an den oberen Teilen meist nur sehr kurzhaarig, an den unteren Internodien in der Regel dichtborstig. — An den bezeichneten Standörtlichkeiten fast durch ganz Europa verbreitet. Trichera collina Nym. Syll. 60. Von den Floristen der nördlichen Länder ist diese Form von jeher als Var. collina (von einigen als selbständige Art) zur K. arvensis gestellt worden.

Var. decipiens. Die unteren Blattpaare bilden wie bei voriger wegen der starken Verkürzung der Internodien eine grundständige Rosette, das obere besteht aus bracteenartigen, stets ungeteilten Hochblättern, der Stengel daher bei typischer Ausbildung ein vollständiger Schaft. Die Blätter der Rosette länglich, grob gesägt, oder länglich-elliptisch spitz, die äußeren ganzrandig, die inneren gesägt mit spitzen Zähnen, zerstreut behaart, steifhaarig, der Stengel nur an den unteren Internodien steifborstig, sonst nur kurzhaarig. Öfters zeigt die Pflanze Anklänge an gewisse Formen der Purpurascentes, da die schaftartige Beschaffenheit des Stengels so wenig constant ist, wie die Farbe der Blüten, die bald mehr lila, bald mehr purpurn sind. — Wurde bei Oberwölz, und zwar in der Waldregion (800—1000 m) an freieren Stellen, stets in der Nähe des Waldes beobachtet.

Beachtenswert ist auch das sehr häufige Vorkommen von wirklichen Mittelformen zwischen dieser und den *Purpurascentes*, so besonders bei Oberwölz (Obersteier) in den Tauern. Auf dem Pleschaitz sah ich solche unterwegs bis auf die Spitze des Berges hinauf, nahe 4800 m. Mehrmals war ich nicht im stande, zu entscheiden, ob ich überhaupt noch eine Form der *Arvensis*-Gruppe vor mir hatte, andererseits fehlte es an sicheren Kennzeichen für die Angehörigkeit zur Unterabteilung der *Purpurascentes*.

c. dumetorum. Pflanzen der Hecken und Gebüsche, der Waldränder und lichten Waldungen mit spärlichem Humus. Es ist der Gegensatz zur Apricorum-Gruppe. Der Stengel gestreckt, weit hinauf reichlich beblättert, wie die Blätter selbst fast grasgrün, besonders an den mittleren Internodien abstehend behaart bis zottig.

Var. agrestis. Rhizom dünn, mehr oder weniger kriechend. Sprossung durch öftere Nachschübe, indem während des ganzen Sommers aus tieferen Knospen stengelartige Triebe gebildet werden, von denen einige im selben Jahre gar nicht zur Blüte gelangen. Im Schutt werden diese Triebe ausläuferartig und tragen am Ende eine Rosette. Die Blätter der nicht blühenden Sprosse stets ungeteilt, gekerbt, gesägt oder ganzrandig, die oberen

an den blühenden Stengeln dagegen meist mehr oder weniger geteilt, bis fiederspaltig.

Ungemein vielgestaltig und formenreich, je nach der Beschaffenheit des Standortes bald in die Form der *Pratorum*-Gruppe, bald in die der vorigen oder der nachfolgenden übergebend, auch mit der Abteilung der *Purpurascentes* durch viele Zwischenstufen eng verbunden. — Wahrscheinlich über ganz Mitteleuropa bis in die Fichtenregion verbreitet. Bei Aflenz (Obersteier) beobachtete ich eine Abänderung mit 4—4,3 m hohem Stengel und schmalen, grob- und ungleichmäßig gezähnten und gesägten Blättern. — *Scabiosa agrestis* Schmidt, Fl. Böhm. 77.

d. ericetorum. Pflanzen offener sonnig-warmer Heidetriften, mit dünnem verlängertem, zwischen Moos und *Erica* ausläuferartig kriechendem Rhizom und ungeteilten Blättern. Gebirgspflanzen, ohne grundständige Rosetten, solche entstehen nur aus entfernteren Adventivknospen.

Var. integerrima. Blätter mattgrün, derb, bisweilen fast lederig, alle in der Regel ungeteilt und ganzrandig, höchstens die des Stengels manchmal spärlich gesägt, die der jungen, noch nicht blühenden Pflanze und der aus Adventivknospen hervorgegangenen Rosetten lanzettlich bis länglicheiförmig spitz. Der Blütenstengel entwickelt sich am oberen Ende des Rhizoms aus einer überwinterten Stockknospe. Stengelblätter länglich, gegen die Basis keilig verschmälert, daher scheinbar mit breitem Stiel, meist kurz zugespitzt, samt dem Stengel kahl, oder dicht-kurzhaarig und etwas rauh. — Je nach dem Standorte werden Formen mit gestreckten, gleichmäßig beblätterten und Formen mit abgekürzten unteren Internodien, daher genäherten Blattpaaren, am Grunde des Stengels unterschieden.

Bisher ist mir diese Varietät nur aus der Fölz bei Aflenz in Obersteier und von Oberwölz in den Tauern bekannt. An ersterer Localität ist sie sehr häufig, aber mit zahlreichen Intermediärformen, welche allmählich zur K. silratica, d. i. Var. acuminata, hinüberleiten, vermengt. Weil der mit Erica dicht bestandene Bergabhang früher bewaldet war und im Walde rings herum noch immer Var. acuminata sehr häufig vorkommt, so liegt die gegründete Vermutung nahe, dass die Var. integerrima aus dieser hervorgegangen ist, bzw. hervorgeht, und dass dieser Uwandlungsprocess unter gleichen Umständen noch immer fortdauert, wo nämlich die Pflanzen nach der Abstockung des Waldes dem freien Lichte ausgesetzt erscheinen und in Gemeinschaft mit der nun die Fläche überziehenden Erica leben müssen.

Auch zur Var. agrestis zeigt diese Form sehr nahe Beziehungen, denn sie nimmt an Waldrändern und in Vorhölzern häufig eine Gestalt an, in der sie nur schwer von derselben unterschieden werden kann. Nicht selten handelt es sich um völlig intermediäre Zustände.

# Mangel specifischer Charaktere. Übergangsformen. Schlussfolgerungen.

Ungemein groß ist die Zahl der Mittel- und Übergangsformen. Eine übersichtliche Zusammenstellung der Haupttypen wäre ganz unmöglich, wollte man es sich zur Aufgabe machen, auch diese dem System einzufügen, denn die Charaktere der Gruppen müssten dann völlig unkenntlich werden. Durch den obigen Entwurf habe ich getrachtet, für das Versuchsgebiet einen Zusammenhang zwischen den im Freien beobachteten und den durch die reciproken Culturen erzielten Formen herzustellen. In eine weitere Unterscheidung einzugehen, schien mir in Hinblick auf den Zweck dieser Untersuchungen nicht ratsam. Der Einteilung ist die Beschaffenheit der vegetativen Organe (Wurzel, Rhizom, Trieb, Wuchs, Innovation) zu Grunde gelegt, weil nicht nur eingehende Beobachtungen der Pflanzen im Freien. sondern auch mannigfaltige Anbauversuche dargethan haben, dass die gesamte Gestaltung des Individuums im höchsten Grade von den Standortsverhältnissen abhängig ist. Beschatteter Humusboden bewirkt ein weiteres Ausgreifen der Wurzelfasern, verleiht auch den Blättern die grasgrüne Färbung und die größere Flächenausbreitung, beeinflusst nicht minder in seiner Art die Behaarung. An einen sonnigen Standort mit humusfreiem Boden versetzt, nimmt die Pflanze einen wesentlich anderen Habitus an, wobei auch jene morphologischen Merkmale, denen wir sonst einen specifischen Wert beizumessen pflegen, verändert erscheinen.

Eine Grenze zwischen einer mehrjährigen Pfahlwurzel und einem wirklichen schiefen Rhizom giebt es bei unseren Knautien nicht. In den oberen Lagen (800—4400 m) bleiben nicht selten bei den Arvenses — auch der Pratorum-Gruppe — die Rosetten aus, die Charaktere des Kelches werden in Gebirgsgegenden großenteils schwankend, auf die Blütenfarbe der Purpurascentes ist von 700 m aufwärts kein Verlass, durch die Var. laciniata werden die Arvenses pratorum mit den Silvaticis der Gruppe Purpurascentes aufs engste verknüpft u. s. f.

Alle Knautien Mitteleuropas, die K. longifolia (W. K.) Koch ausgenommen, gehören einem und demselben Formenkreise an, und es entsteht die weitere Frage, welche systematische Auffassung und Behandlung demselben am besten entsprechen würde. Dass sich dieser Formencomplex in die Grenzen einer Linnéischen Species nicht zwängen lasse, liegt auf der Hand, hat ja Linné selbst eine Scabiosa silvatica und eine Sc. arvensis gekannt, woraus hervorgeht, dass sich, wollte man hier den Speciesbegriff im ursprünglichen Sinne anwenden, nicht alle genetisch zusammengehörigen Formen in eine Linnéische Art vereinigen lassen.

Ist der gesamte Complex vielleicht als eine Art im erweiterten Sinne aufzufassen? Hierzu wäre zu bemerken, dass wir bisher noch nicht den ganzen Umfang desselben kennen, es wäre aber unzweckmäßig, ihm einen

Namen und eine diagnostische Fassung zu geben, bevor sieher festgestellt ist, was sonst noch dazu gehört. Am besten wird es daher sein: wir lassen die Nomenclaturfrage als minder wesentlich vorderhand bei Seite. Sind weitere Entdeckungen gemacht worden, sind vor allem die phylogenetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Gliedern des Complexes nach allen Richtungen teils durch unmittelbare Beobachtung im Freien, teils durch Anbauversuche unter den natürlichen Bedingungen ermittelt, so wird sich künftig der richtige Weg finden. Bis dahin sprechen wir von den Knautien der Gruppe silvatica-arvensis.

Dass die schon erwähnte K. longifolia, gleichwie die K. hybrida Coult., zu dem Complexe nicht gehört, dafür liegen bisher schon mehrere triftige Gründe vor. Die erstere beobachtete ich im Sommer 1899 im Thale von Ampezzo (Südtirol) auf dem Wege vom Misurina-See bis Tre Croci, 4600 -1800 m, an mehreren Stellen. Sie liebt feuchten Almboden, zeigt aber denselben Charakter, ob der Standort sonnig-frei, oder im Gebüsche und Gekräute am Waldrand (schattig) gelegen ist. Man bemerkt nirgends eine Annäherung an K. silvatica oder an K. pannonica, so gut hier wie in den Gailthaler Alpen. In der Art der Sprossung und im Wuchs gleicht sie einer K. silvatica, in den Blüten einer K. arvensis, aber die Fruchthüllchen sind von abstehenden Haaren dichtzottig und die Hüllblätter der Blütenköpfehen gleichfalls viel reichlicher mit Wimperhaaren besetzt, als man bei einer K. arvensis findet, abgesehen von der sehr charakteristischen Calvescenz, Form und Textur der Blätter. Hingegen erinnert die südeuropäische K. hybrida mehr durch den Schnitt der Blätter an eine K. arvensis, während die Kelchzähne durch ihre doppelte Zahl und Kürze einem selbständigen Typus entsprechen. K. hybrida ist übrigens eine monokarpische Pflanze. Mittelformen, welche die Kluft zwischen ihr und den Silvaticae-Arvenses ausfüllen würden, sind nicht bekannt, und auch Übergänge zwischen K. longifolia und den letzteren sind, wie mir scheint, bisher nicht gefunden worden. Es ist wohl zu beachten, dass hier und da Formen, welche der K. silvatica sehr nahe stehen (besonders Var. pseudosuccisa) für die echte K. longifolia gehalten wurden 1).

Überblickt man die mit unseren Knautien durch die reciproken Anbauversuche gewonnenen Resultate, so treten zunächst zwei Thatsachen am meisten hervor:

1. Die zur K. arrensis gehörigen Pflanzen passen sich den Lebensbedingungen, unter denen K. pannonica vorkommt und gedeiht, mehr oder weniger leicht an, erfahren aber hierbei gleichzeitig eine Metamorphose im Sinne dieser letzteren, infolge eines biologischen Vorganges.

<sup>1)</sup> Was z. B. Neilreich mit Berufung auf Holst in seiner »Flora von Nieder-Österreich« Var. longifolia nennt, ist wohl nichts anderes als unsere Var. pseudo-succisa.

2. Den Boden, auf welchem K. arvensis gedeiht, verträgt auch K. pannonica, denn diese vermag nicht minder sich dem freien, der Sonne zugänglichen Boden auf die Dauer anzupassen, ändert jedoch nur wenig ab, und (wenn man von den erwähnten Rückschlags-Erscheinungen absieht) niemals im Sinne der K. arvensis.

Man kann demnach sagen: ein Individuum der K. arvensis lässt sich in die Form der K. pannonica überführen, die Umwandlung ist aber merkwürdigerweise nicht rückläufig, indem die letztere am Standorte der ersteren in diese nicht übergeht, es sei denn, dass man es mit einem Versuchsexemplar zu thun hat, das man nach einigen Jahren an den ursprünglichen Standort zurückversetzt. Es geht also die Variationsbewegung von K. arvensis aus. Demgemäß betrachte ich diese als den Stamm des Complexes oder Formenschwarms, K. arvensis (in welcher Gestalt immer) gilt mir als die Stammform, K. pannonica als die abgeleitete oder Tochterform. K. arvensis bildet gewissermaßen den variablen Kern innerhalb des Schwarmes, worin es noch zu keiner Species gekommen ist. Denkbar ist die künftige Entstehung wirklicher Arten in der Weise, dass die Reizfähigkeit gegen die Medien des Bodens und des Klimas bei einzelnen Formen des Schwarmes dereinst aufhört. Solche Formen werden alsdann auf jene Agentien nicht mehr im obigen Sinne reagieren, werden aber, so lange sich ihre Lebenskraft in ungeschwächtem Maße erhält, die Fähigkeit behalten, unter sehr verschiedenen Vorkommensverhältnissen zu gedeihen, bis endlich die Lebenskraft mehr und mehr erlischt. Vor dem Aussterben werden sie nur mehr an besonders günstigen Standorten sich erhalten. Ihr früher weit ausgedehnter und zusammenhängender Verbreitungsbezirk wird eingeengt und vielfach unterbrochen sein, der genealogische Nexus mit den Gliedern des ehemaligen Complexes nicht mehr bestehen. Es ist dementsprechend auch denkbar, dass der Formenschwarm der K. silvatica-arvensis in früheren Zeiten an Umfang größer war als jetzt, dass er viel mehr Glieder zählte als gegenwärtig und nebst anderen auch z. B. K. longifolia umfasste u. dgl.

Ist auch diese Prognose, gleichwie der sich anschließende Rückblick hypothetisch, so sprechen zu ihren Gunsten doch viele Thatsachen aus der Urgeschichte der Pflanzenwelt, nicht weniger gewisse Erscheinungen auf dem Gebiete der geographischen Verbreitung der lebenden Arten.

Es liegt mir ferne, in den physikalischen Bedingungen des Vorkommens den wesentlichen Factor des nachgewiesenen Umwandlungsprocesses zu suchen, die Disponibilität zur Variation hängt vielmehr von inneren Ursachen ab, die nur im Zusammenhange mit der Entwickelungsgeschichte der Gattung selbst zu einigem Verständnis gebracht werden könnten, derzeit aber eine noch ganz unbekannte Größe sind. Den physischen Agentien können wir nur eine auslösende Wirkung zuschreiben; denn würden dieselben als primäre Ursachen einen Impuls ausüben, so müssten sich die

Formen aller Pflanzengattungen so verhalten wie K. arrensis. Nichtsdestoweniger fällt bei dem Umprägungsvorgange dem Boden und Klima eine sehr wichtige Rolle zu, und es wird sich empfehlen, die bereits constatierten Fälle zum Ausgangspunkt für weitere Forschungen auf der empirischen Grundlage des Experimentes zu nehmen.

Eine Einzelpflanze der K. arvensis kann, wie oben gezeigt wurde, auf einem anderen Boden als Individuum weiter leben und doch in der bisherigen Form aufhören zu bestehen, weil sie nämlich eine andere Gestaltung annimmt. Es giebt aber Standorte, wo die Pflanze weder in der einen, noch in der anderen Form weiter leben kann; so ein Standort ist z. B. die ausgeprägte Calluna-Heide mit außerordentlich kalkarmem Substrat: diesen Boden erträgt überhaupt keine Knautia, er ist für jede ein feindlicher Boden; feindlich ist für sie auch jeder sehr schattige Standort (dichter Laubwald.) Dagegen steht eine K. arvensis auf kritischem Boden, wenn sie dorthin versetzt wird, wo z. B. K. pannonica am besten gedeiht: sie wird vielleicht hier zu Grunde gehen, vielleicht auch nicht, aber wenn sie auf die Dauer am Leben bleibt, so ist das Individuum dort nur in der Form der K. pannonica möglich, oder überhaupt in der Form einer der Purpurascentes. Diese K. pannonica ist also hier aus der K. arvensis hervorgegangen und befindet sich sonach auf ihrem originären Boden, oder Mutterboden; ein anderer, wenn er nicht kalkfrei ist, erweist sich für sie als indifferent. Unter »Boden« möchte ich jedoch nicht das Substrat allein, sondern den Standort selbst mit seiner gesamten Vegetation und allen auf sie einwirkenden physikalischen Agentien verstehen.

Welcher Boden kann aber als der originäre für K. arvensis in Anspruch genommen werden? Diese Frage lässt sich gegenwärtig absolut nicht beantworten, obschon uns allgemein recht gut bekannt ist, welcher Boden der Pflanze am besten zusagt; denn es will nicht gelingen eine andere Knautia 1) auf die Form der K. arvensis zu bringen. Diese Pflanze ist, freilich in vielen Gestalten, gegenwärtig über ganz Europa verbreitet, mit Ausnahme der nördlichsten, subarktischen Gebiete und geht in den Alpen bis in die obersten Wiesen hinauf, bis 4600 m. Die echte Arvensis finden wir in der Gruppe pratorum, sie ist auf den erdigen Culturboden angewiesen; die dem Urboden entsprechenden Formen der apricorum, dumetorum und ericctorum scheinen degenerierte Abzweigungen der typischen K. arvensis zu sein. Für die Gruppe dumetorum ist die Abzweigung experimentell erwiesen, für die übrigen zwei Gruppen ergiebt sie sich mit großer Wahrscheinlichkeit aus der unmittelbaren Beobachtung im Freien. Man kann sich die Urpflanze als eine Form oder als einen Complex mehrerer Modificationen von wenig abweichender Gestalt mit fieder-

<sup>1)</sup> Hier ist irgend eine aus der Abteilung der Silvaticae gemeint.

spaltigen Blättern vorstellen, weil die Rückschlags-Erscheinungen auf ein fiederspaltiges Blatt hinweisen (bei Var. *laciniata*).

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass, wenn eine Wiese, worauf *K. arvensis* vorkommt, allmählich in Wald umgewandelt wird, die Pflanze nicht verschwindet, sondern mit der Zeit in *K. pannonica* übergeht, vorausgesetzt, dass der Standort in jene geographische, bez. klimatische Region fällt, welche dieser Form entspricht, wo auch noch als eine weitere Bedingung hinzukommt, dass der Boden ein Kieselboden sei. Einen solchen Fall glaube ich beim Vorkommen der Var. *laciniata* im Walde beim Grazer Hilmteich annehmen zu können, denn dort schlägt die *K. pannonica* ungemein leicht in die Var. *laciniata* um; ich bin daher der Ansicht, dass die dortige *K. pannonica* noch nicht einen dauerhaften Formzustand erlangt hat.

K. arvensis verlangt einen erdigen kalkreichen Boden. Auf dem schattigen Humusboden des Waldes (neben K. pannonica) keimen ihre Samen schwer oder gar nicht; hat man einige Keimpflanzen erzielt, so gehen diese bald zu Grunde, wenn man nicht rechtzeitig dem Boden Kalkerde zusetzt. Ist aber die Pflanze im Wiesengrunde (gemischter Boden, Alluvialboden, durch Düngerstoffe bereichert), so entwickelt sie eine fast unglaubliche Lebenskraft: man kann sie mähen, verstümmeln, zertreten: sie erholt sich schnell, blüht öfters im Jahre, verhält sich überhaupt wie eines der zähesten Unkräuter, aber merklich viel Kalk muss sie im Boden haben! K. pannonica verhält sich umgekehrt: sie bringt auch unter den günstigsten Umständen nur einmal im Jahre Blütenstengel hervor, sie kann Verstümmelungen nicht gut vertragen (ich musste z. B. nach der Putation mehrerer Exemplare 2 Jahre warten, bis dieselben wieder geblüht haben), hält aber auf Kieselboden gut aus 1).

Dass die *Purpurascentes* auf Kalkboden nicht so gut fortkommen, als nach den Experimenten zu erwarten ist, hat seinen Grund in den für sie ungünstigen Concurrenzverhältnissen; nur auf dem kalkarmen Boden sind sie die bevorzugten, weil sie einen solchen viel besser vertragen als die meisten anderen mitvorkommenden Arten.

Merkwürdigerweise habe ich mit *Festuca sulcata* und *F. glauca* eine ganz ähnliche Erfahrung gemacht, wie schon berichtet wurde. Ich halte die erstere, überführbare Form für die Stammform, die letztere (nicht rückläufig variable) aus denselben Gründen wie bei Knautien für die abgeleitete oder Tochterform.

Auch Ajuga genevensis und A. reptans habe ich seit zwei Jahren dem reciproken Culturversuche unterzogen, und finde, dass die letztere gar nicht abändert, ob ich sie auf Dolomit versetze, einen Boden, den A.

Es braucht kaum daran erinnert zu werden, dass einen absolut kalkfreien Boden keine Pflanze verträgt.

genevensis besonders liebt, oder zwischen Gebüsch in sonniger Lage, wo diese gleichfalls gern vorkommt. A. reptans verträgt sonnigen und schattigen Kalk- und Dolomitboden, den Waldboden, Wiesenboden, Heideboden, wenn er nicht zu öde ist, etc. in unveränderter Form. Als ich aber im Juni 1899 zwei Exemplare der echten A. genevensis vom Berge ober Gösting im Stiftingthale auf Kieselboden (ein Gemenge von Quarz, Thon und Eisenhydroxyd) versetzt hatte, war ich am neuen Triebe nach zwei Monaten nicht mehr im stande, die A. genevensis wieder zu erkennen. Dasselbe lässt sich an mehreren Exemplaren, die ich am 44. September 1899 dort auf gleichen Boden eingesetzt habe, constatieren: von den 12 Einzelpflanzen haben die meisten schon nach 3 Wochen neue Blätter hervorgebracht, die sich von denen der A. reptans in nichts unterscheiden, denn sie sind dunkelgrün, glatt, glänzend und haben eine breite am Grunde rasch zusammengezogene Lamina mit spreizenden Secundärnerven, was einen seltsamen Contrast zu den noch bestehenden Blättern der A. generensis bildet, welche die Versuchspflanzen vom ursprünglichen Standorte mitgebracht haben; diese sind länglich-eiförmig, mit am Grunde allmählich in den Blattstiel verschmälerter Spreite, sie sind ferner matt, graugrün und haben sehr spitzwinklig abzweigende Secundärnerven!

Wahrscheinlich werden die Versuche mit Chrysanthemum Leucanthemum und Chr. montanum einen ähnlichen Verlauf nehmen, es sprechen schon jetzt mancherlei Gründe dafür. Es scheint demnach, dass die abgeleiteten Formen rasch ein stabiles Gleichgewicht in ihrem Gestaltungs-Zustande gewinnen, während die Stammformen durch eine ungemein lange Zeit hindurch labil oder umprägungsfähig bleiben. Nach dieser Richtung werden sich die weiteren Untersuchungen bewegen müssen, um schließlich zu einiger Klarheit zu führen.

Indessen steht, dank den mehrseitigen Forschungen älterer und jüngaler Phytographen und Physiologen, jetzt schon fest, dass die Variabilität eine dem Plasma inhärente Eigenschaft ist, denn aus Samen oder Ablegern desselben Mutterindividuums erhält man nie auf fremdem Boden bei variablen Pflanzen (auch unter ganz gleichen Standorts-Verhältnissen) Tochterindividuen, die in gleichem Grade von der Mutterform abweichen würden. Ich habe dies beim Anbau von Festuca suleata, Knautia arvensis und Ajnga generensis im Freien erprobt, andere Beobachter und Züchter an Gartenpflanzen der verschiedensten Art. Auf diese Erfahrung gründete bekanntlich Darwin großenteils seine Theorie von der Entstehung der Arten.

#### Potentilla viridis und P. arenaria.

Eine Überführung der einen in die andere durch Versetzen auf einen anderen Boden ist nicht gelungen; es ist aber die Möglichkeit der Überführung der einen in die andere nicht ausgeschlossen, wenn der Anbau

aus Samen versucht wird (wie er bereits heuer eingeleitet wurde); es ist ja möglich, dass die Potentillen zu jenen Pflanzen gehören, die erst dann variieren, wenn man sie aus Samen zieht, wie wir dies beim Apfel- und Birnbaum finden, überhaupt bei den edlen Obstsorten, die sich nur durch Ableger und durch Pfropfen, Oculieren etc. vermehren lassen, weil die aus Samen gezogenen Pflanzen degenerieren.

Eine Annäherung der *P. arenaria* an *P. viridis* durch Verminderung des Haarfilzes tritt jedoch schon bei Stöcken ein, die man aus Ablegern erzielt, wenn die Versuchspflanzen auf Kieselboden versetzt werden (am besten ein Schieferboden, der nicht sehr kalkreich ist); allein das Grünwerden der Blätter zeigt sich stets im zweiten oder secundären Trieb im Herbste, und nur an Individuen, welche dem Absterben nahe sind, oder nahe waren, wobei die sternförmigen Büschelhaare fast ganz ausbleiben.

An *P. viridis*, nicht selten auch an der sehr ähnlichen *P. glandulifera* Kr., beobachtet man häufig eine abnorme Haarbildung, die unter dem Namen *Erineum* oder *Phyllerium Potentillae* bekannt ist und die ich in diesen Jahrbüchern Jahrg. 1899 Bd. XXVII ausführlich beschrieben habe. Für die richtige Beurteilung dieses Trichomgebildes dürften die folgenden Facta entscheidend sein.

- 4. Das Phyllerium tritt nur bei der spärlich behaarten, daher grünblättrigen  $P.\ viridis$  und der sehr ähnlichen  $P.\ glandulifera$  auf, niemals (meines Wissens) bei der reichlich sternhaarigen, daher graublätterigen  $P.\ arenaria$ , obschon diese sonst von den genannten wenig verschieden ist 1).
- 2. Es zeigt sich am Beginn des Frühjahrs an den exponirtesten Stellen, wo nach dem Wegschmelzen des Schnees die Pflanzen unmittelbar von den Strahlen der Februar- oder Märzsonne getroffen werden, zu einer Zeit, wo die Nächte noch sehr kalt sind und der rasche Temperaturwechsel beträchtliche Extreme herbeiführt.
- 3. Sobald unter dem Einfluss milder Spätsommer- und Herbsttemperaturen die Pflanzen neue Blätter hervorbringen, wobei die alten mit dem Phyllerium behafteten absterben, verschwindet die Erscheinung vollständig, oder der neue Trieb zeigt das Phyllerium in kaum erkennbaren Spuren.
- 4. Durch das Phyllerium wird die Lebenskraft der afficierten Pflanze nicht im mindesten geschwächt.
- 5. Mit der abnormen Haarbildung geht im Frühjahr auch eine regelmäßige, aber viel reichere Behaarung (Langhaar) nebenher, als man sie am zweiten Triebe im Spätsommer und Herbst beobachtet.
- 6. Niemals konnte ich, trotz fleißiger Untersuchung zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Standorten mit Lupe und Mikroskop tierische

<sup>4)</sup> P. glandulifera Kr. ist zur Zeit der Blüte an den Blättern, an den oberen Teilen des Stengels, den Blütenstielen und Kelchen reichlich drüsig, die Frühjahrsblätter mit keuligen, die Sommerblätter mit länglichen, tiefgesägten Teilblättchen.

oder vegetabilische Parasiten an den afficierten Pflanzenteilen bemerken. Das Zellgewebe unter dem Phyllerium fand ich frei von Bakterien.

Daraus möchte ich den Schluss ziehen, dass die Bildung des Phylleriums bei Potentilla durch eine plötzliche Reaction der Pflanze gegen die allzurasche Einwirkung der Insolation und die enormen Temperatur-Extreme nach kaum überstandener Winterruhe, also zur Zeit der größten Reizfähigkeit, hervorgerufen wird. Die Pflanze nimmt gleichsam einen Anlauf, den momentan nachteiligen Einflüssen durch Ausbildung eines ausgiebigen Haarkleides zu begegnen. Dieses Haarkleid würde auch, wie ich glaube, einen dauernden Bestand haben, wenn auf die rauhe Witterung des Frühjahrs nicht die mildernde Wirkung des Sommers und des Herbstes folgen würde, und die Reaction würde nicht zur Entstehung des Phylleriums führen, wenn die Frühjahrs-Extreme nicht so fühlbar wären.

Wäre aber das Phyllerium die Wirkung eines Krankheitsstoffes mit oder ohne Parasiten, so müssten die Pflanzen, wo sie stark afficiert sind, früher oder später daran zu Grunde gehen, sie könnten unmöglich im Herbste so lebensfrisch aussehen, als ob es nie ein Phyllerium gegeben hätte.